



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**VARIACIÓN FENOTÍPICA DE *Panulirus argus* (Decapoda:
Paniluridae) EN EL ÁREA MARINA PROTEGIDA Y LA
RESERVA DE BIOSFERA SEAFLOWER, ARCHIPIÉLAGO
DE SAN ANDRÉS, PROVIDENCIA Y SANTA CATALINA-
COLOMBIA**

Nacor Wilder Bolaños Cubillos

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Bogotá
2014

**VARIACIÓN FENOTÍPICA DE *Panulirus argus* (Decapoda:
Paniluridae) EN EL ÁREA MARINA PROTEGIDA Y LA
RESERVA DE BIOSFERA SEAFLOWER, ARCHIPIÉLAGO
DE SAN ANDRÉS, PROVIDENCIA Y SANTA CATALINA-
COLOMBIA**

Nacor Wilder Bolaños Cubillos

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias, Biología Marina

Directora:

Biol. M.S.c. Dr.Sc. Edna Judith Márquez Fernández

Codirector:

Biol. M.S.c. Dr.rer.nat. Néstor Hernando Campos Campos

Línea de Investigación:

GENÉTICA DE POBLACIONES Y BIODIVERSIDAD

Grupo de Investigación:

BIOTECNOLOGÍA ANIMAL

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Bogotá, Colombia

2014

*A mis padres Nacor Bolaños y Gilma Cubillos,
por brindarme su confianza, apoyo
incondicional e impulso para lograr este gran
objetivo. Es a ellos a quienes les debo todo lo
que soy.*

Agradecimientos

La fase de campo de este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo de directivos, profesionales, técnicos, de las instituciones que financiaron y/o participaron en las diferentes expediciones científicas a las zonas remotas de la Reserva de Biosfera Seaflower, especialmente a la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina – CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Departamento Archipiélago, Universidad Nacional de Colombia Sedes Medellín y Caribe, Instituto Colombiano de Desarrollo Rural -INCODER, así como también a Alfredo Abril Howard y a los pescadores a bordo de las embarcaciones. A Santiago Posada y Harvey Robinson por los esfuerzos y colaboración en la isla de Providencia. A múltiples pescadores artesanales de San Andrés quienes proporcionaron a bajo costo langostas enteras provenientes del atolón de Bolívar. Del mismo modo se agradece al posgrado por todos los apoyos brindados durante la maestría.

A los últimos directores de CORALINA: Elizabeth Taylor Jay, Opal Bent Zapata, Durcey Stephens Lever, por su apoyo y permisos laborales en todo el proceso de formación.

Un agradecimiento especial a mi directora, la Dra. Edna Judith Márquez Fernández por su apoyo incondicional, en todas las jornadas de duro trabajo, sus aportes, sugerencias y correcciones a lo largo de todo el trabajo, así mismo, a mi codirector, el Dr. Néstor Campos y al grupo de trabajo de genética de langosta espinosa: José Rangel, Betsabe Larriviere, Carlos Ballesteros y de Morfometría Geométrica, en especial a Natalia Restrepo por sus aportes, ayudas y discusiones, los cuales enriquecieron el documento.

Finalmente a mis jurados y al Posgrado, quienes con sus aportes y comentarios permitieron enriquecer el documento.

Resumen

Los patrones de variación morfométrica de una especie pueden evolucionar diferencialmente como respuesta de los individuos al polimorfismo genético, a contextos ecológicos variables, al estado de vida o de acuerdo al sexo, lo cual suele ocasionar diferencias fenotípicas. Estos patrones son desconocidos para la langosta espinosa *Panulirus argus*, una especie de importancia comercial pesquera en la Reserva de Biosfera Seaflower, Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. En este trabajo se utilizó la morfometría geométrica basada en puntos de referencia para determinar los patrones de variación fenotípica de la placa esternal de *P. argus* en áreas distantes del archipiélago. Las diferencias de tamaño entre sexos y orígenes geográficos, se compararon usando una prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones pareadas Mann-Whitney, el efecto alométrico se estimó mediante Análisis de Regresión Multivariada, el modelo de pendientes alométricas mediante Análisis Multivariado de Covarianza y las diferencias de conformación entre sexos y origen geográfico mediante Análisis de Componentes Principales. Los resultados demuestran que la variación morfométrica de la placa esternal de la langosta espinosa varía de acuerdo al sexo debido a que el dimorfismo sexual fue significativo tanto en el tamaño como en la conformación. Adicionalmente, la variación morfométrica también parece explicarse por plasticidad fenotípica a contextos ecológicos variables debido a que se detectaron diferencias fenotípicas entre poblaciones que son genéticamente similares. La información obtenida complementa los análisis genéticos de la especie en esta región del Caribe y es potencialmente útil para apoyar la selección de medidas de manejo y control adecuadas sobre este recurso en la Reserva de Biosfera Seaflower.

Palabras clave: Morfometría geométrica, plasticidad fenotípica, placa esternal, diversidad genética.

Abstract

The patterns of morphometric variation in a species may evolve differentially in response to genetic polymorphism, variable ecological contexts, life stage or genre resulting in phenotypic differences. These patterns are unknown in the spiny lobster *Panulirus argus*, an important fishery species in the Biosphere Seaflower Reserve, Archipelago San Andres, Providence and Santa Catalina. This work used the based-landmark geometric morphometrics to determine the phenotypic variation patterns of sternal plate of *P. argus* in distant areas of archipelago. The differences in size between sexes and among geographical origins were compared with Kruskal-Wallis Test and pair-wise comparisons were performed using Mann-Whitney Test. The allometric effect was estimated using Multivariate Regression Analysis, the model of allometric slopes was contrasted by Multivariate analysis of covariance and the shape differences between sexes and geographical origin was explored using Principal Component Analysis. The results showed that the morphometric variation of sternal plate of spiny lobster varied according to the genre due the sexual size and shape dimorphisms were significant. Additionally, the morphometric variation seems result from phenotypic plasticity to variable ecological contexts due the phenotypic differences among genetically similar populations. This information complements the genetic analysis of the species in this Caribbean region and it is potentially useful for supporting the selection of adequate management and control rules of this source in the Biosphere Seaflower Reserve.

Keywords: Geometric morphometrics, phenotypic plasticity, sternal plate, genetic diversity.

Contenido

	Pág.
Resumen.....	IX
Lista de figuras	XII
Lista de tablas	XIV
Introducción	1
1. Objetivos	5
1.1 Objetivo general	5
1.2 Objetivos específicos	5
2. Marco Teórico	7
2.1 Biología y ecología de la especie.	7
2.2 Clasificación taxonómica.	9
2.3 Reproducción y ciclo de vida	9
2.4 Distribución geográfica	12
2.5 Conservación de la especie	13
2.6 Estudios previos de Genética y Morfometría Geométrica	14
2.7 ¿Que afecta la forma de un organismo?	18
3. Materiales y Métodos	23
3.1 Área de estudio	23
3.2 Recolección de las muestras	26
3.3 Morfometría Geométrica	27
3.3.1 Variables del tamaño	29
3.3.2 Variables de la conformación	30
3.4 Cálculo de Qst y comparación con Φ st	30
4. Resultados	31
4.1 Repetibilidad	31
4.2 Variación en el tamaño	32
4.3 Variación de la conformación	37
4.4 Comparación Qst y Φ st	44
5. Discusión	45
6. Conclusiones, recomendaciones y direcciones futuras	51
Bibliografía	53

Lista de figuras

	Pág.
Figura 2-1: Morfología de la langosta espinosa <i>Panulirus argus</i> .	7
Figura 2-2: Langosta espinosa <i>P. argus</i> .	8
Figura 2-3: Ciclo de vida de la langosta espinosa.	11
Figura 2-4: Distribución geográfica de la langosta espinosa <i>Panulirus argus</i> .	12
 Figura 3-1: Ubicación de las zonas de muestreo de <i>P. argus</i> en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera y Área Marina Protegida Seaflower. Las flechas en negro indican a Bajo Nuevo, Serranilla, Serrana (zona norte), Providencia (Centro) y Bolívar (Sur). Las flechas en rojo indican las otras áreas muestreadas pero con número muestral bajo.	24
Figura 3-2: Placa esternal de hembras con espermateca.	26
Figura 3-3: Ubicación y selección de puntos de referencia medidas como coordenadas de la placa esternal de <i>P. argus</i> . La numeración de los puntos de referencia denota el arreglo seguido durante la digitalización.	28
 Figura 4-1: Distribución del tamaño centroide de hembras (h) y machos (m) de las zonas analizadas del archipiélago. Bol: Bolívar, Prov: Providencia, Ser: Serrana, Sla: Serranilla, Nue: Nuevo. Solamente en Providencia ($P = 0.002$) y Serrana ($P = 0.008$) las diferencias de tamaño entre machos y hembras fueron estadísticamente significativas.	33
Figura 4-2: Variación en tamaño (cm) de machos adultos de <i>P. argus</i> . Bajo Nuevo (NUE), Bajo Alicia (ALIC), Serrana (SER), Bolívar (BOL), Providencia (PRO), Serranilla (SLA).	34
Figura 4-3: Variación en tamaño (cm) de hembras adultas de <i>P. argus</i> . Bolívar (BOL), Bajo Nuevo (NUE), Providencia (PRO), Serranilla (SLA), Serrana (SER).	34
Figura 4-4: Distribución del tamaño centroide de machos (♂) y hembras (♀) adultos de <i>P. argus</i> , de acuerdo con el escenario oceanográfico del ASAPSC: Zona Norte (Nuevo, Serranilla, Serrana), Zona Centro (Providencia) y Zona Sur (Bolívar).	36
Figura 4-5: Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de <i>Panulirus argus</i> de Bolívar en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). CP1: desde -0.079 a 0.77; CP2: desde -0.047 a 0.018. El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis.	39

- Figura 4-6:** Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de *Panulirus argus* de Providencia en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). CP1: desde -0.070 a 0.51; CP2: desde -0.038 a 0.027. El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis. 39
- Figura 4-7:** Dimorfismo sexual en la conformación de la placa esternal de *Panulirus argus*. Los polígonos conectan las coordenadas residuales después de la superposición de Procrustes al consenso general. Los círculos sólidos representan los puntos anatómicos de referencia (*landmarks*). Las flechas denotan los sitios de mayor diferencia en la conformación de la placa esternal entre machos y hembras. Las hembras se denotan con tonos rosa mientras que los machos en tonos azules..... 40
- Figura 4-8:** Árbol Neighbour Joinning basado en las distancias euclidianas derivadas de la variación total de la placa esternal de *Panulirus argus*..... 41
- Figura 4-9:** Diferencias en la conformación de machos (♂) y hembras (♀) entre escenarios oceanográficos. Las flechas indican los puntos de mayor variación..... 43

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 2-1: Clasificación taxonómica de <i>Panulirus Argus</i>	9
Tabla 2-2: Estudios de genéticos desarrollados en <i>P. argus</i> en el Océano Atlántico hasta 2014.	15
Tabla 2-3: Estudios en crustáceos usando herramientas de Morfometría tradicional y Morfometría Geométrica. H. Herramienta utilizada; G (L): Morfometría Geométrica basada en <i>Landmarks</i> , G (C): Morfometría Geométrica basado en Análisis Elíptico de Fourier. T: Morfometría tradicional. El asterisco indica trabajos morfométricos complementados con técnicas moleculares	15
 Tabla 3-1: Localización y número de muestras obtenidas de <i>P. argus</i> para los estudios fenotípicos. La discriminación entre giro anticiclónico 1 y 2 se basa en la heterogeneidad del escenario oceanográfico descrito en la sección 3-1.	 24
 Tabla 4-1: Repetibilidad de las coordenadas alineadas (LM) en hembras y machos de <i>P. argus</i>	 31
Tabla 4-2: Repetibilidad (R) y contribución (V) de los primeros cinco componentes principales (CP) a la variación total de la conformación de la placa esternal en hembras y machos de <i>P. argus</i>	31
Tabla 4-3: Estadística descriptiva del tamaño de la placa esternal en hembras y machos de langosta espinosa en las zonas de estudio. N: número muestral, DE: desviación estándar, P: significancia estadística de las diferencias de tamaño entre machos y hembras.	32
Tabla 4-4: Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de los machos adultos de <i>P. argus</i> entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.	34
Tabla 4-5: Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de las hembras adultas de <i>P. argus</i> entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.	35
Tabla 4-6: Análisis de varianza multivariada multifactorial general para contrastar las diferencias de conformación de la placa esternal de la langosta espinosa entre sexos, origen geográfico y escenario geográfico. F: estadístico F, Gl ₁ y Gl ₂ : grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; P: probabilidad. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.	37

Tabla 4-7. Distancias euclidianas entre la conformación de machos (M) y hembras (H) de langosta espinosa en el archipiélago, calculadas con efecto alométrico. El asterisco denota ausencia de efecto alométrico. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.	37
Tabla 4-8. Análisis de covarianza multivariada para contrastar la hipótesis de un modelo alométrico común. F: estadístico F, Gl_1 y Gl_2 : grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; P: probabilidad. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.	38
Tabla 4-9. Distancias euclidianas entre la conformación de machos (M) y hembras (H) de langosta espinosa en el archipiélago, calculadas sin efecto alométrico. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.	38
Tabla 4-10: Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de los Machos entre sitios de muestreo Los valores en negrilla denotan significancia estadística después de la corrección Bonferroni ($P < 0.0050$).....	41
Tabla 4-11: Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de las Hembras entre sitios de muestreo. Los valores en negrilla denotan significancia estadística después de la corrección Bonferroni ($P < 0.0050$).....	42
Tabla 4-12: Distancias Q_{ST} y Φ_{ST} entre poblaciones de <i>Panulirus argus</i> . Los valores Φ_{ST} fueron descritos por Larriviere (2013) y Ballesteros (2014).	44

Introducción

La langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille 1804), se encuentra distribuida desde Carolina del Norte hasta Río de Janeiro, incluyendo el Golfo de México y el Mar Caribe (Holthuis, 1991; Tavares, 2002), representa una de las pesquerías más grandes del Atlántico Central Occidental y constituye uno de los recursos pesqueros de mayor valor económico y ecológico de todo el Caribe (Goldstein, 2004). También ha sido reportada en las costas Africanas: tanto en la costa de Marfil (Marchal, 1968) como en el archipiélago de Cabo Verde -Atlántico oriental (Freitas & Castro, 2005).

En Colombia *P. argus* se pesca en los Departamentos de Magdalena, Guajira y en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina –ASAPSC- (Reserva de Biosfera Seaflower). En este ultimo representa el principal producto pesquero de exportación (Castro, 2008; Prada *et al.*, 2009) con gran importancia local para las comunidades tanto artesanales como industriales y aporta aproximadamente el 2% de la producción total en el Caribe (Cruz, 2002). Sin embargo, este recurso soporta una pesquería industrial importante desde la década de 1980, razón por la cual se ha sugerido que puede estar sometido a sobreexplotación (Sánchez & Lozano, 1985; Cruz *et al.*, 2007; FAO, 2007).

Lo anterior estimuló diversos estudios de la biología y pesquería de la langosta espinosa en el archipiélago (Sánchez & Lozano, 1985; Medina *et al.*, 1996; Gallo *et al.*, 1997; Rojas *et al.*, 1997; Sevilla, 1999; Arango *et al.*, 2001; Chiquillo, 2001, 2002; Prada *et al.*, 2005, 2006, 2007; Castro, 2007; Sladek-Nowlis *et al.*, 2011, 2012, entre otros), los cuales han servido de base para apoyar decisiones e implementar algunas medidas de manejo para la pesquería de langosta que se encuentran actualmente en vigencia para el ASAPSC. A pesar de estos avances, hasta hace poco se desconocían aspectos genéticos y fenotípicos de las langostas circulantes en el archipiélago que permitieran complementar la identificación de unidades de monitoreo y manejo de este recurso (*stocks*).

Lo anterior estimuló el desarrollo de estudios genético-poblacionales basados en marcadores microsatélites y de DNA mitocondrial en un estudio colaborativo entre la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín y la Gobernación del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Los resultados de este trabajo permitieron detectar en el archipiélago, la presencia de haplotipos brasileiros y de dos linajes mitocondriales previamente descritos para *Panulirus argus* en otras regiones del Caribe (Rangel, 2013). Adicionalmente, con base en análisis de microsatélites, no se encontraron evidencias de diferencias genéticas entre las áreas del ASAPSC (Larriviere, 2013; Ballesteros, 2014).

Los resultados anteriores plantearon un reto en la definición de unidades de manejo de langosta que estimularon la búsqueda de nuevos enfoques en la definición de *stocks*. En este contexto, los análisis morfométricos proveen información de *stocks* fenotípicos, los cuales designan grupos de individuos con crecimiento, mortalidad y tasas reproductivas similares (Booke, 1981) y han sido útiles para identificar diferencias fenotípicas en *stocks* de peces genéticamente similares (McAdam *et al.*, 2012). La definición de *stock* fenotípico es menos conservadora que la definición de *stock* genético porque permite alguna mezcla entre *stocks*, pero el aislamiento parcial es suficiente para que persistan diferencias geográficas (Cadrin, 2005; McAdam *et al.*, 2012). A pesar de su dependencia del ambiente, las tasas ontogénicas influyen muchos atributos de la población (reproducción, fecundidad, longevidad, estructura de tallas) que pueden estar íntimamente relacionadas a la dinámica poblacional (tasa intrínseca de incremento, capacidad de carga, productividad, resiliencia, etc) y determinar cómo cada *stock* responde a la explotación (Garrod & Horwood, 1984). De esta manera, para propósitos de monitorear el estado del *stock* pesquero, grupos con diferentes dinámicas de crecimiento y reproductiva deben ser moduladas y manejadas separadamente, independiente de su homogeneidad genética (Cadrin, 2005).

Además de su papel en la definición de *stocks*, la variación morfométrica puede ser estudiada en un contexto evolutivo. Como resultado de la heterogeneidad ambiental, individuos con el mismo genotipo, pueden exhibir una notable variación fenotípica en diferentes sitios (Miner *et al.*, 2005; Zhao *et al.*, 2010; McAdam *et al.*, 2012), lo cual se conoce como plasticidad fenotípica. Durante la ontogenia, estas respuestas plásticas a la heterogeneidad ambiental, constituyen un factor clave en el potencial de una especie para colonizar, sobrevivir y reproducirse; lo que las capacita no sólo para persistir bajo diversas

condiciones ambientales, sino también para expandir su rango de distribución (Stearns, 1989).

A pesar del flujo génico entre los diferentes sitios del archipiélago, varias observaciones sugieren que las langostas espinosas de esta región del Caribe, pueden presentar variaciones fenotípicas entre cayos, bancos y/o bajos:

1. Los sitios del archipiélago representan hábitats con diferentes grados de presión natural y antropogénica. El sector está influenciado por un complejo sistema de corrientes: Corriente Central del Caribe, el giro Panamá-Colombia y presencia de remolinos ciclónicos (CIOH, 1988; Molares *et al.*, 2004). Al parecer, los remolinos ciclónicos son la razón de permanentes ascensos de aguas profundas más frías y ricas en nutrientes que generan en algunos sectores productividades relativamente altas (Andrade-Amaya, 2012), generando una gran heterogeneidad ambiental. Adicionalmente, algunos sitios están sometidos a pesca artesanal mientras que otros están sometidos a pesca industrial, generando una presión antrópica diferencial entre estas áreas.
2. No existe dispersión de juveniles y adultos de *P. argus* entre sitios debido a la discontinuidad de la plataforma (batimetría) del archipiélago. Lo anterior indica que gran parte del desarrollo desde la postlarva hasta adulto está confinado al sitio donde se haya asentado la larva. Dado que estos sitios deben exhibir heterogeneidad ambiental por lo antes descrito, cabe esperar que hayan diferencias fenotípicas entre sitios.
3. En la misma área de estudio, se han observado diferencias morfométricas que pueden ser explicadas tanto por diferencias genéticas como por plasticidad fenotípica en otra especie con larvas pelágicas de duración relativamente larga (1 mes) como *Strombus gigas* (Márquez *et al.*, 2009; Márquez *et al.*, 2012; Montoya, 2014).

Con base en lo anterior, en este trabajo se contrastó la hipótesis de que *P. argus* exhibe diferencias en la conformación de la placa esternal entre sitios geográficos del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina en el Caribe Colombiano como respuestas a la heterogeneidad ambiental. Específicamente, se buscó resolver las siguientes preguntas de investigación relacionadas con el tamaño y la conformación de la placa esternal de langosta espinosa: (1) ¿los machos y las hembras presentan diferencias

específicas de género?, (2) ¿la conformación y el tamaño de los individuos difieren de acuerdo al origen geográfico y al escenario oceanográfico? y (3) ¿los datos de conformación son concordantes con los resultados genéticos estimados con marcadores moleculares neutros?.

Para responder a las preguntas de investigación de este trabajo, se decidió utilizar como herramienta la Morfometría Geométrica basada en puntos anatómicos de referencia (en inglés, *landmarks*) con el fin de determinar la variación fenotípica de la placa esternal de *P. argus* en distintas áreas distantes del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower. La Morfometría Geométrica es la rama de la biología que se encarga de caracterizar la forma de un organismo y cuantificar su variación. Bookstein (1991), la define como “el estudio estadístico de la covarianza entre cambios de conformación y factores causales”. Este es un método matemático que estudia y analiza el cambio en la forma de los organismos, caracteriza la conformación y cuantifica la variación morfológica mediante análisis multivariados (Slice, 2007). Los análisis de Morfometría Geométrica son un poderoso complemento para la solución de problemas taxonómicos (Daniels *et al.*, 2001), detectar variaciones morfométricas geográficas a nivel de tamaño y conformación inter e intraespecífica de poblaciones y/o especies, efecto alométrico, estimación de Q_{st} (un análogo de los estadísticos de Wright, Φ_{st} , indicador de diferenciación poblacional), covariación entre diferentes rasgos y dimorfismo sexual en tamaño y conformación, entre otros (Dujardin, 2008).

La Morfometría Geométrica, ha resultado útil para identificar dimorfismo sexual, diferencias inter-poblacionales, plasticidad fenotípica, alometría, validación de especies en complejos y estudios complementarios con genética molecular poblaciones en especies de diversos organismos tales como crustáceos (Bermúdez-Tobón, 2005; 2007; Brian *et al.*, 2006; Hiller *et al.*, 2006; Claverie & Smith, 2010; Silva *et al.*, 2010; Pérez-Barros *et al.*, 2011; Souza *et al.*, 2011; Guerao & Abelló, 2011; Trevisan *et al.*, 2012; Lezcano *et al.*, 2012), insectos (Jirakanjanakit *et al.*, 2007), caracoles (Galindo-Pérez, 2009; Márquez *et al.*, 2009) y peces (Guill *et al.*, 2003; Cadrin, 2005; Rodríguez, 2004; O'Reilly & Horn, 2004; McAdam *et al.*, 2012; Cadrin & Friedland, 2013), entre muchos otros. Este estudio permitió obtener información complementaria para la definición de *stocks* de langosta en el archipiélago e información básica relacionada con las estrategias evolutivas de la especie, aspectos importantes en el manejo y control de este recurso con gran presión de pesca en el ASAPSC.

1.Objetivos

1.1 Objetivo general

Determinar si existe variación fenotípica en la langosta espinosa *Panulirus argus* en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina- ASAPSC, con el fin de aportar información que complemente la identificación de unidades de monitoreo y manejo de este recurso.

1.2 Objetivos específicos

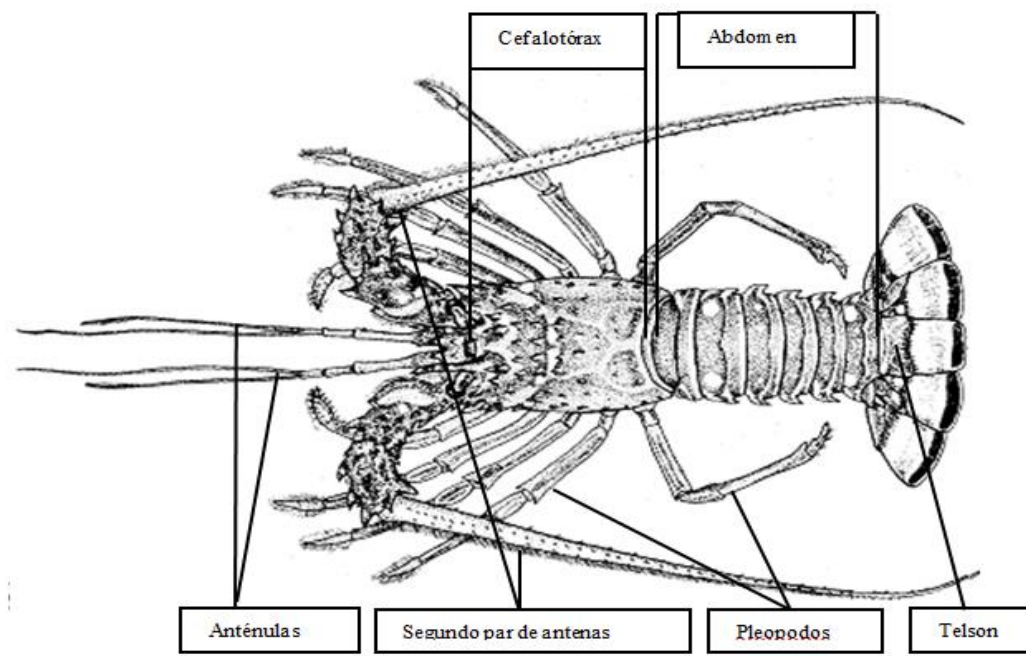
1. Contrastar si hay diferencias en tamaño y conformación de la placa esternal de hembras y machos de *P. argus* en el ASAPSC.
2. Determinar si existen diferencias en tamaño y/o conformación de *P. argus* de acuerdo al origen geográfico y el escenario oceanográfico.
3. Comparar si los datos de conformación de *P. argus* presentan diferencias con los resultados genéticos estimadas con marcadores moleculares neutros para la misma especie en el ASPC.

2.Marco Teórico

2.1 Biología y ecología de la especie.

La langosta espinosa *Panulirus argus* es un crustáceo decápodo perteneciente a la familia Palinuridae (Tavares, 2002). El cuerpo se compone básicamente de tres secciones: el cefalotórax es una estructura fuerte denominada caparazón, compuesta por cinco segmentos cefálicos (desde donde se proyectan dos antenas) y ocho segmentos torácicos; el abdomen compuesto por seis segmentos abdominales que terminan en la cola compuesta por telson y urópodos (Cobb & Wang, 1985; Lipcius & Cobb, 1994). El cuerpo está cubierto por numerosas espinas y nódulos de varios tamaños que cubren su caparazón y antenas. Presenta un par de cuernos frontales sobre los ojos (Colin, 1978; Tavares, 2002), estos últimos están dispuestos lateralmente y le proporcionan buena visión (Figuras 2-1, 2-2).

Figura 2-1: Morfología de la langosta espinosa *Panulirus argus*.



Adaptado de Holthuis, L.B. 1991, FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world Fig. 257.

Figura 2-2: Langosta espinosa *P. argus*.

En *P. argus* las patas terminadas en dactilos, no se modifican para formar quelas como en otras langostas (Crawford & De Smidt, 1922). Tienen dos pares de antenas de forma cónica con función sensorial y defensiva, cinco pares de patas caminadoras o pereópodos y patas abdominales o pleópodos que tiene funciones natatorias y reproductivas (en machos para la transmisión del esperma y en las hembras para el transporte de los huevos). El cefalotórax en las hembras es estriado y es más estrecho en la margen posterior que en los machos (Saul, 2004).

Su crecimiento físico se logra a través de la muda del caparazón (Lipcius & Herrnkind, 1982; FAO, 2001). Su respiración es branquial y el consumo de oxígeno depende principalmente de la temperatura del medio, el grado de hacinamiento, la alimentación y el tamaño de la langosta (Phillips *et al.*, 1980). En la fase adulta son depredadores claves en muchos hábitats bentónicos, su dieta es omnívora, consiste en invertebrados de movimiento lento o estacionario que habitan en el fondo, tales como caracoles, erizos de mar, bivalvos y cangrejos, entre otros (Lipcius & Cobb, 1994; Tavares, 2002), aunque, también consumen carroña (Crawford & De Smidt, 1922; Marx & Herrnkind, 1986; Eggleston *et al.*, 2003). Su alimentación ocurre generalmente durante la noche (Tavares, 2002).

De acuerdo a Holthuis (1991) y Tavares (2002), Los patrones de coloración son variables y pueden ir desde el moteado púrpura verdoso, también café, marrón, rojizo, azulado o verdoso. Puede alcanzar hasta 45 cm de longitud total (LT), pero usualmente miden alrededor de 20 cm. Normalmente se encuentran en aguas someras pero pueden alcanzar alrededor de los 90 m de profundidad e incluso más profundo (FAO, 2001). Se

encuentran en diferentes ambientes que le proporcionen refugio como arrecifes de coral, praderas de fanerógamas marinas, manglares, rocas, grietas, entre otros. La especie es gregaria y migratoria; se han reportado migraciones masivas en el otoño y grupos hasta de 50 individuos que se mueven formando filas en contacto con el otro a través de sus antenas (Tavares, 2002).

2.2 Clasificación taxonómica.

La langosta espinosa *P. argus* conocida comercialmente como langosta espinosa del Caribe o langosta común del Caribe pertenece a la familia Palinuridae (Latreille 1804) y su clasificación taxonómica se presenta en la Tabla 2-1.

Tabla 2-1: Clasificación taxonómica de *Panulirus Argus*

Reino:	Animalia
Filo:	Arthropoda
Subfilo:	Crustacea
Clase:	Malacostraca
Orden:	Decapoda
Suborden:	Pleocyemata
Infraorden:	Palinura
Familia:	Palinuridae
Género:	Panulirus
Especie:	<i>Panulirus argus</i> (Latreille 1804)

2.3 Reproducción y ciclo de vida

Durante su ciclo de vida, *P. argus* presenta varios tipos de migraciones relacionadas con factores ambientales (temperatura, salinidad, época del año, turbulencia, etc.) y con procesos fisiológicos (alimentación y reproducción) (Crawford & De Smidt, 1922; Davis & Dodrill, 1989; Holthuis, 1991; Tavares, 2002; Cruz *et al.*, 2007). Al igual que otras langostas, son dioicas, presentan dimorfismo sexual y fertilización externa (Guardiola *et al.*, 2009).

La reproducción ocurre todo el año en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Sánchez & Lozano, 1985). El desove ocurre entre abril y octubre en el sur de la Florida, mientras que en Providencia, coincide con lo reportado para toda la región del Atlántico en donde se han registrado dos picos de desove (marzo-junio y septiembre-octubre; Cruz *et al.*, 2007). Se estima que por las características similares del Archipiélago, un ciclo reproductivo similar ocurre en los otros atolones (Cruz *et al.*, 2007). El asentamiento suele ocurrir en los meses de mayo, agosto y febrero en las islas de Providencia y Santa Catalina (Arango *et al.*, 2001).

Las hembras se aparean solo una vez durante una temporada mientras que los machos pueden fertilizar a varias hembras. Para la reproducción, las hembras poseen una pequeña quela en el quinto par de pereiópodos y los pleópodos modificados para el transporte de los huevos. Los machos tienen los gonoporos (órganos genitales) en el quinto par de apéndices caminadores, mientras que las hembras los tienen en el tercer par (Saul, 2004). En el apareamiento, el macho deposita la masa espermatófora en la región ventral de la placa esternal de la hembra, formando una placa dura de color gris a negra (espermateca). La fecundación es externa y se da cuando la hembra rompe la espermateca con el quinto par de pereiópodos modificados y los huevos son transferidos a los pleópodos donde los adhiere a pelos muy finos. El inicio del desove está relacionado con la temperatura del agua, con un óptimo de 24°C (Lyons, *et al.*, 1981).

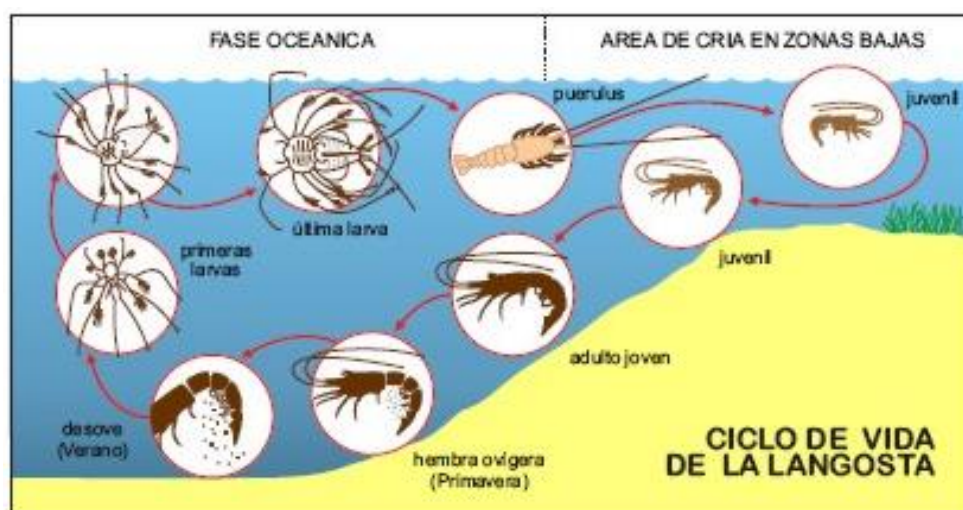
Las langostas alcanza su madurez sexual a una longitud de 8.3 cm aproximadamente (Arce & de León, 2001). En las hembras ovadas, el número de huevos incubados es variable (50.000 a más de 1.000.000) (Guardiola *et al.*, 2009) y varía de manera directa con el tamaño y edad de las hembras, de este modo, mientras más grande, mayor potencial reproductivo (Saul, 2004). La eclosión de los huevos ocurre después de aproximadamente cuatro semanas de incubación y posteriormente se observan cinco fases en el ciclo de vida de esta especie (Figura 2-3):

- Larva Phylosoma, la cual es una fase planctónica que dura entre 5 y 12 meses dependiendo de las condiciones ambientales y en los cuales pueden recorrer grandes distancias (Lewis, 1951; Sims & Ingle, 1967; Farmer *et al.*, 1989; Silberman *et al.*, 1994; Cruz *et al.*, 2007). Está asociada al plancton oceánico, dentro de la cual se han identificado 11 etapas en las que flotan a merced de la corriente y muestran muy poca o ninguna habilidad de natación activa (Lewis, 1951; Matsuda *et al.*, 2006). Durante

esta etapa la larva aumenta su tamaño de 2 mm hasta aproximadamente 34 mm, antes de llevar a cabo una metamorfosis a postlarva.

- Postlarvas puerulus y post-puerulus, es una transición entre la fase planctónica y bentónica que dura aproximadamente 3-4 semanas, en la cual son nadadoras activas y buscan desplazarse a lo largo de la plataforma continental en dirección a la costa (Matsuda *et al.*, 2006), sobre macroalgas principalmente del género *Laurencia* (Butler *et al.* 1997), praderas de pastos marinos, algas y/o cerca de zonas estuarinas y manglares (Houlihan & Wood, 2003).
- Estadios juveniles tempranos, con hábitos bénticos en aguas someras.
- Sub-adultos, se encuentran en aguas someras cerca de la costa, en muchos ecosistemas marinos y suelen desplazarse hacia refugios conformados por grietas entre las rocas, esponjas marinas, raíces de mangles y arrecifes de coral (Acosta & Butler, 1997).
- Adultos asociados a fondos duros con arrecifes coralinos (Houlihan & Wood, 2003). Una vez las langostas alcanzan la madurez (de 1 a 2 años), tienden a migrar hacia aguas más profundas.

Figura 2-3: Ciclo de vida de la langosta espinosa



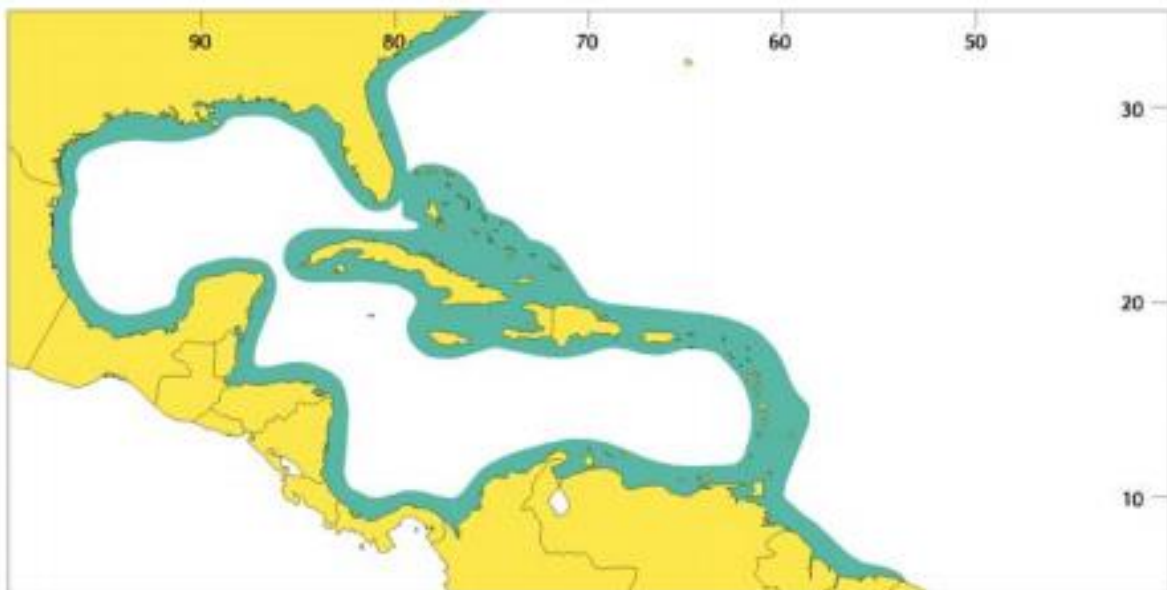
Tomado de Baisre Hernández, 2007

En todas las etapas del ciclo de vida, la langosta espinosa es presa de numerosos organismos marinos pero las mayores pérdidas se producen durante el desarrollo larvario (Crawford & De Smidt, 1922; Marx & Herrnkind, 1986).

2.4 Distribución geográfica

Las langostas espinosas se encuentran entre el grupo de crustáceos con la mayor distribución a nivel mundial (Lipcius & Eggleston, 2000). Se encuentran presentes en aguas tropicales, subtropicales y templadas de norte y sur América, África, India, el Mediterráneo, Europa, Australia, Nueva Zelanda, e islas del Pacífico (Holthuis, 1991; Lipcius & Eggleston, 2000). *P. argus*, se encuentra distribuida en áreas tropicales y subtropicales del Atlántico Occidental, Golfo de México, Centro América y el Mar Caribe desde Carolina del Norte hasta Río de Janeiro (Herrnkind, 1980; Sánchez & Lozano, 1985; Marx & Herrnkind, 1986; Holthuis, 1991; Cruz, 1999; Tavares, 2002; Guardiola *et al.*, 2009) (Figura 2-4)

Figura 2-4: Distribución geográfica de la langosta espinosa *Panulirus argus*



Tomado de Tavares, 2002

2.5 Conservación de la especie

En relación con la conservación, en gran parte de la región del Gran Caribe este recurso está sobreexplotado, lo que hace necesario la adopción de medidas para regular la extracción pesquera y proteger el stock poblacional (FAO, 2007), de este modo en muchos países han establecido tallas mínimas de captura y periodos de veda. En los Cayos de la Florida, la temporada de pesca se abre el 6 de agosto y cierra el 31 de marzo; en Venezuela, la veda se da desde mayo a octubre y la talla mínima de captura es de 120 mm de longitud de cefalotórax (Gómez *et al.*, 2007). En Colombia hubo sobrepesca del recurso en el archipiélago y la talla media de captura coincidió con la talla media de madurez sexual (Rojas *et al.*, 1997) la cual disminuyó entre 1994 y 2004 (Cruz *et al.*, 2007), con lo cual el Instituto Colombiano de desarrollo Rural INCODER mediante resolución No. 00407 de 2004, estableció como periodo de veda para el archipiélago entre el 1 de abril y 30 de junio de cada año. Además, se propusieron medidas de conservación de la especie que buscan controlar el nivel de pesca y corregir el patrón relativo de exportación (Sevilla, 1999; Cruz *et al.*, 2007; Castro, 2007):

- Repartir las cuotas de pesca teniendo en cuenta los cálculos realizados: 214 t de cola de langosta (705 t de langosta entera).
- Para pescadores artesanales un máximo de 5,12 t de cola de langosta (16,9 t de langosta entera).
- Limitar el número de licencias de pesca a 55 botes artesanales.
- Controlar la pesca industrial en las áreas exclusivas para pesca artesanal.
- Establecer tallas mínimas de captura 237 mm de cola y/o 140 mm longitud de cefalotórax.
- Reforzar el cumplimiento de la veda, tallas legales y la no captura de hembras ovígeras y con masa espermatófora.
- Establecer una veda entre julio y septiembre.
- No permitir pesca de langosta a más profundidad de 30 m.
- No procesar la carne de langosta conocida como carne de cacho.
- Situar refugios artificiales en áreas de cría y promulgar una veda total en esas áreas.

En el área del Archipiélago se han realizado numerosos estudios sobre aspectos de la biología, pesquería y cálculos de cuotas de pesca para *P. argus* (Sánchez & Lozano 1985; Medina *et al.*, 1996; Gallo *et al.*, 1997; Rojas *et al.*, 1997; Sevilla 1999; Arango *et al.*, 2001; Chiquillo, 2001, 2002; Prada *et al.*, 2005, 2006, 2007; Cruz *et al.*, 2007; Castro & Prada, 2007; Castro, 2008; Sladek-Nowlis *et al.*, 2011, 2012, entre otros), los cuales han servido de base para apoyar decisiones e implementar algunas medidas de manejo para la pesquería de langosta que se encuentran actualmente en vigencia. Pese a lo anterior, se desconocía si había una o más poblaciones de *P. argus* (y por tanto uno o varios *stocks* para el archipiélago), lo cual puede ser importante para los planes y medidas de manejo para esta especie.

En este sentido, la determinación de *stocks* de langosta en el archipiélago constituye la principal preocupación en la regulación pesquera del recurso, lo que ha motivado el desarrollo de recientes estudios basados en genética molecular de poblaciones (Rangel, 2013; Larriviere, 2013; Ballesteros, 2014) y adicionalmente de manera simultánea, estudios sobre la posible variación del fenotipo como parte de las estrategias evolutivas de la especie (este trabajo).

2.6 Estudios previos de Genética y Morfometría Geométrica

Los estudios genéticos para la especie *P. argus* en el Océano Atlántico se resumen en la Tabla 2-2.

En crustáceos la Morfometría geométrica se ha utilizado independientemente o en conjunto con técnicas moleculares para discriminar especies dentro de complejos (Hiller *et al.*, 2006), evaluar diferencias entre poblaciones (Cadrin, 1995; Debusse *et al.*, 2001; García-Rodríguez *et al.*, 2004; Bermúdez-Tobón, 2005; 2007), evaluar el dimorfismo sexual en varias estructuras, evidenciar plasticidad fenotípica por factores ambientales, entre otros. La Tabla 2-3, condensa la información obtenida en varios crustáceos. En contraste, en *Panulirus argus* no se han realizado trabajos fenotípicos poblacionales, por lo que se desconoce si existen diferencias en la(s) población(es) del Caribe insular colombiano.

Tabla 2-2: Estudios de genéticos desarrollados en *P. argus* en el Océano Atlántico hasta 2014.

HALLAZGOS	MARCADOR MOLECULAR	LOCALIDAD	REFERENCIA
Estructuración genética	Aloenzimas	Florida, Islas Virgenes, Belize	Menzies & Kerrigan, 1979
Flujo génico	Isoenzimas	Bermuda y Florida	Hateley & sleeter, 1992
	RFLPs del DNA mitocondrial	Bermuda, Florida, Dry Tortugas, Jamaica, San Blas, Los Roques, Martinique, St. Eustaquí, Islas Virgenes, Turcos y Caicos	Silberman <i>et al.</i> , 1994
	Microsatelites	Bermuda, Bahamas, Puerto Rico, Venezuela, Panama; Nicaragua, Belize, Gran Caiman	Truelove <i>et al.</i> , 2013
	rRNA 16S, COI y región control	ASAPSC	Rangel, 2013*
			Larriviere, 2013*
			Ballesteros, 2014*
Diferencias genéticas entre <i>P. argus</i> del Caribe y Brasil	rRNA 16S y COI	Caribe y Brasil	Sarver <i>et al.</i> , 1998
	Región control mitocondrial		Diniz <i>et al.</i> , 2005
	16S, COI y gen ANT		Tourinho <i>et al.</i> , 2012
Haplotipos brasileiros en el mar Caribe	RFLPs del DNA mitocondrial	Miami, Caribe y Brasil	Silberman <i>et al.</i> , 1994
	gen rRNA 16S		Sarver <i>et al.</i> , 2000
	16S, COI y Región Control	ASAPSC	Rangel, 2013*
Dos linajes mitocondriales de <i>P. argus</i>	Región control y COI	Florida, Bimini, Abaco, Andros, Exuma Cays, Lee Stocking Island, South Caicos, Puerto Rico	Naro-Maciel <i>et al.</i> , 2011
		ASAPSC	Rangel, 2013*

* indica los trabajos desarrollados de manera simultánea con este trabajo, en el ASAPSC.

Tabla 2-3: Estudios en crustáceos usando herramientas de Morfometría tradicional y Morfometría Geométrica. H. Herramienta utilizada; G (L): Morfometría Geométrica basada

en *Landmarks*, G (C): Morfometría Geométrica basado en Análisis Elíptico de Fourier. T: Morfometría tradicional. El asterisco indica trabajos morfométricos complementados con técnicas moleculares

HALLAZGOS	ESPECIE	LOCALIDAD	RASGO	H	REFERENCIA
Diferencias sexuales	<i>Aegla marginata</i>	Paraguay	Caparazón, Propodio quelípedo	G (L)	Trevisan <i>et al.</i> , 2012
	<i>Carcinus maenas</i>	Atlántico Patagonia (introducido)	Caparazón	G (C)	Ledesma <i>et al.</i> , 2010
	<i>Liocarcinus depurator</i>	Mediterráneo	Caparazón	G (L)	Rufino <i>et al.</i> , 2004
	<i>Liocarcinus depurator</i>	Mediterráneo	Pleópodos de estados juveniles	G (L)	Guerao & Abelló, 2011
	<i>Palinurus elephas</i>	Northwestern Sardinia, Italia	Caparazón	T	Tidu <i>et al.</i> , 2004.
	<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	Patagonia, Argentina	Caparazón	G (L)	Idaszkin <i>et al.</i> , 2013
Diferencias sexuales, interespecíficas, interpoblacionales	<i>Agononida longipes</i>	Caribe colombiano continental	Caparazón, Externito torácico	G (L)*	Bermúdez-Tobón, 2005; 2008
	<i>Munida flinti</i>				
	<i>M. stimpsoni</i>				
Alometría y Dimorfismo sexual, selección sexual a través de la competencia	<i>Munida rugosa</i>	Clyde Sea area, Scotl&	Quelas	G (L)	Claverie & Smith, 2010
Dimorfismo sexual en la conformación, plasticidad fenotípica	<i>Austropotamobius pallipes</i> (complejo)	Italia	Placa espermatoforica, gonopodios	G (L)	Bertocchi <i>et al.</i> , 2008
	<i>Panulirus inflatus</i>	Pacífico Mexicano, Baja California	Caparazón	T	García-Rodríguez, <i>et al.</i> , 2004

Tabla 2-3 (continuación)

HALLAZGOS	ESPECIE	LOCALIDAD	RASGO	H	REFERENCIA
Plasticidad fenotípica	<i>Carcinus maenas</i>	Inglaterra	Caparazón, Quelas	G (L)*	Silva <i>et al.</i> , 2010
	<i>Pleuroncodes monodon</i> (langosta)	Costa Pacífica de Sur América (Perú y Chile)	tejido de la forma pelágica y bentónica	T*	Haye <i>et al.</i> , 2010
	<i>Munida tenuimana</i> (squat lobster)	Mediterráneo	Cefalotorax	G (L)*	Aguzzi <i>et al.</i> , 2013
Plasticidad fenotípica debido a ambientes diferentes	<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	Patagonia, Argentina	Caparazón	G (L)	Idaszkin <i>et al.</i> , 2013
Diferencias inter-poblacionales	<i>Carcinus maenas</i>	Portugal	Caparazón, Quelas	T	Souza <i>et al.</i> , 2011
	<i>Homarus americanus</i>	Nueva Inglaterra	Caparazón	G (L)	Cadrin, 1995
	<i>Homarus gammarus</i>	Reino Unido	Caparazón	G (L)	Debusse <i>et al.</i> , 2001
	<i>Homarus americanus</i>	Canadá	Caparazón (larvas)	G (L)	Harding <i>et al.</i> , 1993
Diferencias entre poblaciones estuarios y mar. Alometría	<i>Cyrtograpsus affinis</i>	Argentina	Caparazón	G (L)	Lezcano <i>et al.</i> , 2012
Diferencias entre morfotipos gregaria y subgregario	<i>Munida gregaria</i>	Argentina	Caparazón	T*	Pérez-Barros <i>et al.</i> , 2011
Discriminación de complejos de especies y otras especies	<i>Petrolisthes galathinus</i> (complejo), <i>P. glasselli</i> , <i>P. tortugensis</i>	Indo-Pacífico, Pacífico este y Atlántico occidental	Caparazón, placa esternal	G (L)*	Hiller <i>et al.</i> , 2006
Diferencias en comportamiento: efecto procedencia geográfica en interacciones entre 2 especies	<i>Carcinus maenas</i> (cangrejo invasor) y <i>Homarus americanus</i> (langosta endémica)	Canadá	animal completo	T*	Haarr & Rochette, 2012

De otro lado, los estudios de morfometría geométrica y tradicional permiten estimar el grado de diferenciación genética entre poblaciones con base en rasgos cuantitativos,

mediante el uso del estimador Q_{ST} . Esta medida es análoga al estimador Φ_{ST} , el cual se utiliza para medir el grado de diferenciación genética de una metapoblación (Whitlock, 2008). Cuando el rasgo y los *loci* son neutros con respecto a la selección, Q_{ST} es igual a Φ_{ST} (Lande, 1992). Sin embargo, cuando Q_{ST} es mayor que Φ_{ST} , se deduce que el rasgo se ha diversificado más de lo que se espera solo por la deriva genética. En contraste, cuando Q_{ST} es menor que Φ_{ST} , hay evidencia de que los rasgos han sufrido selección estabilizadora, la cual mantiene el mismo valor en cada población a pesar de la deriva genética (Whitlock, 2008). La mayoría de los estudios realizados a la fecha en diferentes taxas indican que en general, los valores Q_{ST} son mayores que los de Φ_{ST} .

2.7 ¿Que afecta la forma de un organismo?

De acuerdo con Dujardin (2008), la variación de la forma de los organismos puede deberse a diferentes causas entre las que están factores genéticos, ambientales o interacciones entre estos. Dentro de los genéticos se encuentran los caracteres poligénicos (polimorfismo génico), la deriva génica, el ruido en el desarrollo, etc. Por su parte, dentro de las respuestas a causas ambientales tales como la oferta de alimento, presencia de predadores, factores generadores de estrés, variables físicas o químicas (Salinidad, temperatura), están el desplazamiento de caracteres, la plasticidad fenotípica y asimilación genética, entre otros.

Polimorfismo genético: es cuando en una población existen múltiples alelos de un gen, que por la variación en la secuencia de un lugar determinado del ADN, puede afectar por ejemplo la estructura de una proteína o el mecanismo de regulación de la expresión, que puede traducirse en diferentes fenotipos, por ejemplo el color de los ojos.

Deriva génica: es cuando hay un cambio aleatorio (no por selección natural) en la frecuencia de alelos de una generación a otra, que puede llevar a una disminución en la diversidad genética de la población. Los efectos se acentúan en poblaciones pequeñas (por ejemplo puede pasar en el efecto fundador o el efecto cuello de botella), y resultan en cambios que no son necesariamente adaptativos. Por ejemplo se ha observado en insectos de laboratorio bajo las mismas condiciones, como en algunas generaciones ocurren cambios en las frecuencias alélicas de un grupo, sin que se vieran afectados los puntos anatómicos de referencia, como sí ocurrió por alimento o densidades distintas en larvas (Dujardin, 2008).

Ruido del desarrollo: es cuando un factor externo (químico, radicación, carencia de sustancias vitales en los alimentos, ambiente) influye en el correcto desarrollo de los individuos, generando por ejemplo deformaciones completas o parciales, en una parte de la estructura de un organismos, como en la simetría bilateral de una placa esternal, generando deformación de un lado.

Desplazamiento de caracteres: es cuando dos especies se superponen geográficamente y se generan diferencias entre ellos (selección simpátrica).

Plasticidad fenotípica: es la variación fenotípica de un genotipo al interactuar con diferentes ambientes. En un nuevo entorno pueden ocurrir incluso procesos de adaptación. La comprensión de las causas y consecuencias de la variación fenotípica es importante para entender los mecanismos de la evolución. A nivel ecológico se pueden observar amplias respuestas plásticas adaptativas que pueden agrandar incluso los nichos ecológicos (Dujardin, 2008). Además de explicar la diversidad y la adaptación, la plasticidad fenotípica también puede afectar la comprensión de la taxonomía, porque sugiere que las características de las especies están influidas por el medio ambiente y pueden ser muy variables (Ananthakrishnan & Whitman, 2005).

Asimilación Genética: es un proceso por el cual un carácter fenotípico (inicialmente es producido en respuesta al ambiente), se convierte, por selección natural, en un carácter adquirido por el genotipo, y se encuentra incluso en ausencia de la influencia ambiental, requerida inicialmente (Waddington, 1953 citado por Dujardin, 2008).

Los estudios realizados a la fecha sugieren que los crustáceos exhiben un alto grado de plasticidad fenotípica en respuesta a la variación ambiental. La Plasticidad fenotípica es un término general usado para describir la variación fenotípica producida por un genotipo en respuesta a la variación ambiental (Bradshaw, 1965). Este tipo de variación fenotípica es diferente de la derivada del polimorfismo genético de los individuos o de los ruidos del desarrollo (errores estocásticos del desarrollo) descritos por Waddington (1957).

La plasticidad fenotípica puede servir como un mecanismo para amortiguar la variación ambiental (Schlichting, 1986; Schlichting & Levin 1986) y afectar el desempeño y éxito reproductivo de organismos individuales, los cuales a su vez impactarán la composición de la próxima generación contribuyendo así a la evolución por selección natural, diversificación y radiación.

La idea que la plasticidad juega un papel importante en la evolución, está basada en la observación de que el ambiente puede jugar un papel dual:

- Puede generar variación fenotípica. Para amortiguar los efectos de la selección natural, la plasticidad fenotípica podría mantener o aún aumentar la variabilidad genética dentro de una población (Wright, 1931; Gillespie & Turelli, 1989). En este sentido, la plasticidad fenotípica no implica cambios genéticos sino que permite que la variación genética críptica quede al descubierto bajo ciertas condiciones ambientales (Gibson & Hogness, 1996; Gibson & Dworkin, 2004). Como consecuencia, los caracteres modificados son heredables y presentan variaciones que pueden estar relacionados con la eficacia biológica, por lo tanto son susceptibles de evolucionar por selección natural.
- Puede seleccionar entre la variación fenotípica que induce. Se ha observado que los organismos pueden responder inmediatamente a los factores ambientales con cambios rápidos y a veces reversibles en el comportamiento, fisiología, morfología e historia de vida, los cuales pueden tener consecuencias profundas sobre la eficacia biológica (Ananthakrishnan & Whitman, 2005).

Levins (1968) reconoció que la variación ambiental podría existir en diferentes escalas espaciales las cuales llamó “grano fino” y “grano grueso”. Un ambiente de grano fino se caracteriza como un medio heterogéneo en el cual un individuo puede encontrar numerosos hábitats. Un ambiente de grano grueso describe una escala de variación en los alrededores donde cada uno de los organismos experimenta un solo ambiente. Este autor sugirió que la plasticidad es más probable que evolucione bajo condiciones de grano fino. Esta visión se ha apoyado por un número de modelos teóricos (Scheiner, 1998; De Jong, 1999; Tufto, 2000; Berrigand & Scheiner, 2004).

El grano que es experimentado por los individuos dentro de una población dependerá no sólo del grado de la variación ambiental, sino también de las características de la

estrategia de vida, en particular la dispersión, debido a que esta podría afectar la percepción individual de la heterogeneidad ambiental. Con una tasa de dispersión baja, un organismo debería experimentar un ambiente de grano grueso y evolucionar a ecotipos especialistas, mientras que los organismos que poseen altas tasas de dispersión deberían experimentar generalmente un ambiente de grano fino y evolucionar a un solo fenotipo generalista o plasticidad fenotípica (Via & Lande, 1985; Brown, 1990).

3. Materiales y Métodos

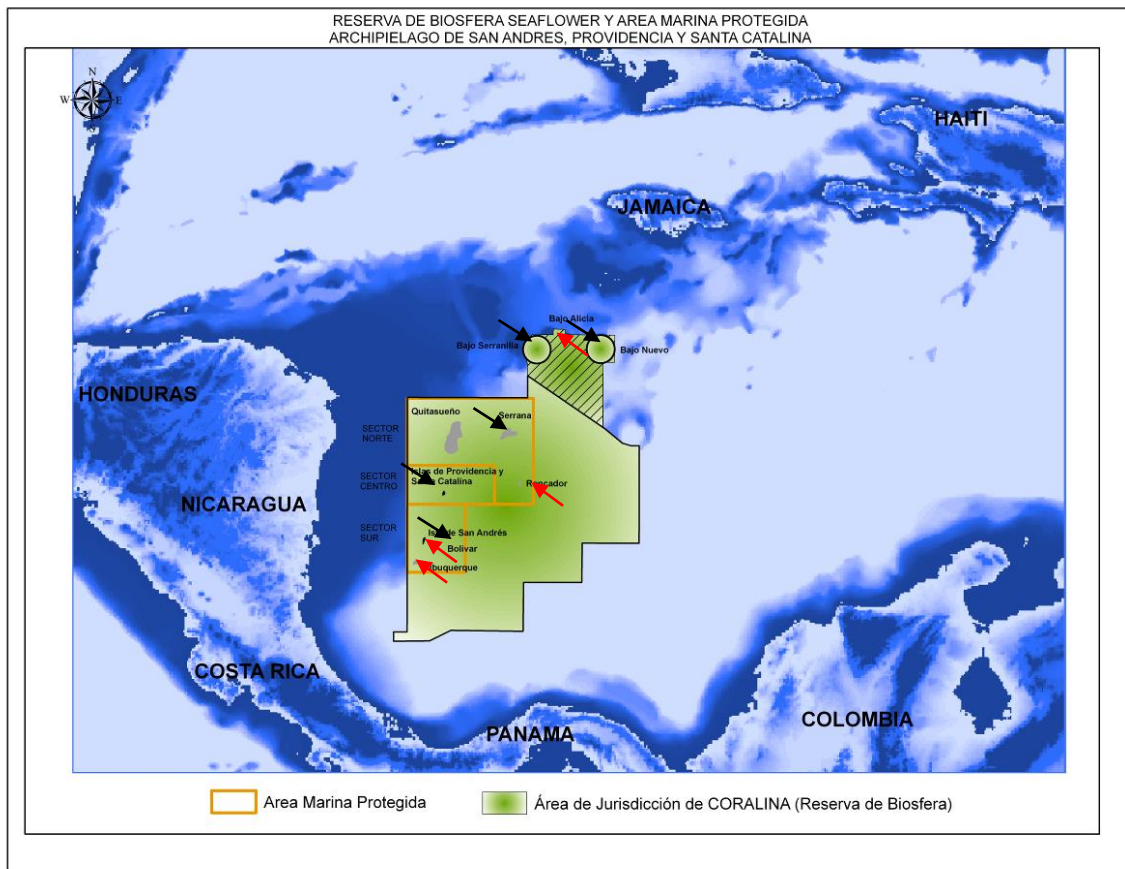
3.1 Área de estudio

El Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina está localizado en el Caribe occidental entre los 11° 30' y 16° 30' N, y 78° 28' y 82° 00' W., aproximadamente. Comprende tres pequeñas islas habitadas (San Andrés, Providencia y Santa Catalina), 8 cayos, bancos y bajos en un área de aproximadamente 180.000 km² en los que se cuenta con varios ecosistemas estratégicos como los arrecifes coralinos con cerca del 77% de las áreas coralinas del país (Figura 3-1). El archipiélago fue reconocido en el año 2000 por la UNESCO como la Reserva de la Biosfera Seaflower. Dentro de esta área, el entonces Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (hoy Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible) declaró en 2005 el Área Marina Protegida (AMP) Seaflower (65 000 km²).

Para el análisis fenotípico de *P. argus*, se obtuvieron muestras provenientes de nueve zonas geográficas distintas en el ASAPSC (Figura 3-1, Tabla 3-1), separadas unas de las otras por grandes distancias (entre 30 km y 496 km aproximadamente) y profundidades variables hasta de 3000 m. Las zonas muestreadas estuvieron ubicadas en la zona Norte (Bajo Alicia, Bajo Nuevo, Serranilla, Serrana), Centro (Providencia) y Sur (Bolívar) del ASAPSC.

La zona Norte está influenciada por la Corriente Central del Caribe, mientras que las zonas Centro y Sur están principalmente influenciadas por el giro Panamá-Colombia. El sector está también influenciado por remolinos ciclónicos que al parecer, facilitan el ascenso de aguas profundas más frías y ricas en nutrientes que generan en algunos sectores productividades relativamente altas (Andrade-Amaya, 2012).

Figura 3-1: Ubicación de las zonas de muestreo de *P. argus* en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera y Área Marina Protegida Seaflower. Las flechas en negro indican a Bajo Nuevo, Serranilla, Serrana (zona norte), Providencia (Centro) y Bolívar (Sur). Las flechas en rojo indican las otras áreas muestreadas pero con número muestral bajo.



Mapa del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, tomado del Archivo del Sistema de Información Geográfica -SIG de CORALINA

Tabla 3-1: Localización y número de muestras obtenidas de *P. argus* para los estudios fenotípicos. La discriminación entre giro anticiclónico 1 y 2 se basa en la heterogeneidad del escenario oceanográfico descrito en la sección 3-1.

Sitio Geográfico	Número Muestral		Coordenadas Geográficas		Escenario Oceanográfico
	Machos	Hembras	Norte	Oeste	
Bajo Nuevo	16	5	15° 47' - 15° 56'	78° 49' - 78° 31'	Zona Norte, Corriente Central del Caribe
Serranilla	15	5	15° 41' - 16° 04'	80° 03' - 79° 40'	Zona Norte, Corriente Central del Caribe
Serrana	29	7	14° 15' - 14° 29'	80° 24' - 80° 05'	Zona Norte, Corriente Central del Caribe
Providencia	41	33	13° 19' - 13° 23'	81° 23' - 81° 20'	Zona Centro, Giro Panamá-Colombia-1
Bolívar	28	14	12° 22' - 12° 28'	81° 29' - 81° 25'	Zona Sur, Giro Panamá-Colombia-2

Entre las zonas Centro y Sur del ASPSC se ha descrito que las corrientes superficiales se distribuyen de manera no homogénea (Richardson, 2005) y la presencia de un profundo surco entre las islas de San Andrés y Providencia (Andrade, 2001; Molares *et al.*, 2004). Los estudios de dispersión larval de *Strombus gigas* en esa área también han mostrado que las larvas de los atolones del Norte y Centro se mueven hacia la cuenca de Caimán, mientras que los del Sur permanecen en el giro Panamá-Colombia (Lonin *et al.*, 2010). Adicionalmente, un estudio zoogeográfico basado en peces (Acero, 1985), propuso dos provincias biogeográficas (norte y sur) en el archipiélago separadas en la isla de San Andrés (N 12.5°), lo que sugiere fuertes diferencias entre hábitats. Otros trabajos como los de Acosta *et al.*, (2007), también han encontrado diferencias genéticas en poblaciones de *Palythoa caribaeorum* en San Andrés y Providencia de igual manera se han observado diferencias genéticas y fenotípicas entre caracol pala *Strombus gigas*, en las zonas norte, centro y sur del archipiélago (Segura-Caro, 2010; Montoya, 2014). Por estas características, los escenarios oceanográficos de las zonas Centro y Sur se considerarán por separado.

Del mismo modo, el ASAPSC presenta morfologías distintas con predominio de algunos ecosistemas en unas áreas y abundancia de especies en otras. Por ejemplo, hay diferencias en las coberturas coralinas, complejidades de los ecosistemas arrecifales, especies asociadas, profundidades (Dahlgren *et al.*, 2003; Sánchez *et al.*, 2005; Abril-Howard *et al.*, 2010, 2011, 2012; Prada & Mitchell, 2011; Bruckner, 2012), lo cual puede sugerir ambientes diferenciales que pueden influir no solo en la presencia de mayor abundancia de langostas al norte del ASAPSC ejemplo en la Esquina, Quitasueño y Serranilla (Prada *et al.*, 2007, 2009), sino en el tipo de alimento y refugios disponibles entre otros, lo cual indica que existen diferencias entre los bancos, bajos, cayos e islas del ASPSC. Algunos estudios como el de Prada *et al.*, (2007), trataron de establecer posibles relaciones entre las densidades *P. argus* producto de la pesca industrial al norte del ASPSC y factores ambientales de escala global (temperatura superficial del mar, anomalía de temperatura, velocidad del viento y altura de la ola superficial), sin embargo no encontraron tendencia claras.

Además de la heterogeneidad ambiental natural del ASAPSC antes descrita, los distintos atolones están sometidos a diferentes presiones de pesca (legal e ilegal). Bajo Alicia, Bajo Nuevo, Serranilla y Serrana están sometidos a pesca industrial o mixta mientras que en Bolívar y Providencia se practica la pesca artesanal.

3.2 Recolección de las muestras

Se recolectó un total de 281 langostas de las cuales 151 correspondían a machos adultos, 95 hembras y 35 juveniles. A pesar del esfuerzo de muestreo, fue necesario excluir algunos datos de los análisis debido al bajo número muestral/sitio (Bajo Alicia, Roncador, San Andrés y Albuquerque) y a la presencia de la espermateca en algunas hembras, la cual impidió la observación de puntos anatómicos de referencia (Figura 3-2). También se excluyeron del análisis, las langostas juveniles debido a que exhibieron diferencias significativas de conformación con los adultos en las pruebas preliminares. Después de la selección anterior, se incluyeron un total de 193 langostas en los análisis, de las cuales 64 eran hembras y 129 eran machos (Tabla 3-1).

Figura 3-2: Placa esternal de hembras con espermateca.



Para el registro fotográfico de *P. argus* en los cayos remotos al norte del archipiélago, se aprovecharon expediciones científicas lideradas por diferentes instituciones de control, manejo y protección de los recursos naturales en la Reserva de Biosfera Seaflower tales como la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina - CORALINA, Secretaria de Agricultura y Pesca del Archipiélago, Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín y Sede Caribe, Instituto Colombiano de Desarrollo Rural -INCODER, entre 2010 (Serranilla; Bajo Alicia, Bajo Nuevo) y 2011 (Serrana y Roncador). Las otras áreas incluidas en este estudio (zonas centro y sur) fueron financiadas con recursos propios y contaron con la participación de pescadores artesanales desarrollándose entre 2011 y 2012 (Providencia; San Andrés, Bolívar y Albuquerque).

Teniendo presente que *P. argus* es una especie con protección mediante veda en un periodo del año entre abril y junio, la recolección de muestras estuvo supeditada al periodo permitido de las capturas, desarrollándose entre julio y marzo y contó con apoyo de pescadores artesanales y/o industriales con capturas a pulmón libre con ayuda de ganchos y arpones. En la zona más norte del ASAPSC se utilizaron adicionalmente equipos de buceo autónomo y en Bolívar uno de los pescadores reportó haber capturado también con nasas de pesca. En todos los casos las profundidades de captura no sobrepasaron los 30 m de profundidad.

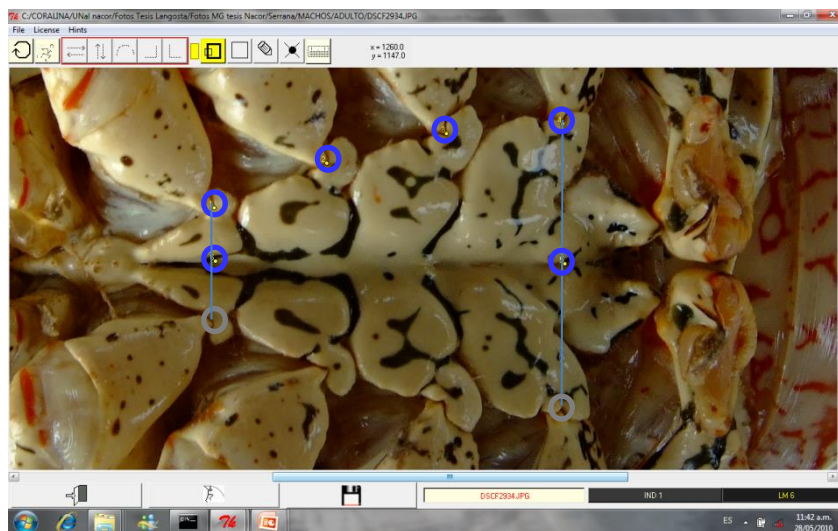
3.3 Morfometría Geométrica

En *P. argus* no se conocen trabajos previos enfocados en evidenciar posibles variaciones del fenotipo, por lo cual fue necesario usar como referencia trabajos similares desarrollados para otros crustáceos (Ver Tabla 2-3). Inicialmente se consideró la parte ventral y dorsal de las langostas; sin embargo, después de revisar las fotografías de cada una de las partes, se seleccionó la placa esternal dado que esta estructura es relativamente plana y contiene información sobre los puntos de inserción de los apéndices caminadores los cuales son fáciles de identificar, son coplanares y anatómicamente homólogos.

Las fotografías se tomaron sobre especímenes completos, debido a los requerimientos de conservar la misma posición y ángulo. Tales requerimientos no pudieron garantizarse cuando se ensayaron solo cabezas (cefalotórax) producto sobrante de la pesca. Cada individuo se colocó en la misma posición, ángulo, dirección, sobre una superficie plana, con una unidad de medida (metro) y una identificación del ejemplar. Las fotografías se tomaron con una cámara SONY DSC -W70 a una distancia focal de 90 cm procurando que la placa esternal quedara en el centro del campo visual para evitar distorsiones ópticas periféricas. Para contestar las preguntas de investigación del presente estudio, se seleccionaron puntos de referencia anatómicos homólogos y coplanares que cubrieran la estructura completa, que se distribuyeran de manera regular para que pudieran registrar los cambios igualmente bien, que no fueran redundantes y que brindaran información relevante a cerca de la variación de la estructura completa. Estos criterios son ampliamente utilizados en el campo de la morfometría geométrica (Klingenberg *et al.*, 2002; Zelditch *et al.*, 2004).

Adicionalmente se tuvo presente que en crustáceos decápodos con simetría bilateral como en el cangrejo *Cyrtograpsus angulatus*, se ha evitado la duplicación de los puntos de referencia de estructuras bilaterales (Idaszkin *et al.*, 2013). Este procedimiento se utiliza ampliamente como una manera de evitar demandas computacionales relacionadas con los grados de libertad impuestas por las configuraciones hechas con numerosos puntos de referencia (Rufino *et al.*, 2004). De esta manera se eligieron cuatro puntos anatómicos de referencia Tipo I y dos puntos Tipo III (Bookstein, 1991). Los puntos Tipo I, están definidos por la yuxtaposición de diferentes tejidos o márgenes de una estructura. En este caso, se eligieron los puntos de inserción de los primeros cuatro pares de apéndices caminadores. Los puntos Tipo III se sitúan de acuerdo a alguna propiedad matemática o geométrica que sólo puede ser identificado en relación a los ejes de toda una estructura. En este caso, se seleccionaron dos puntos sobre el eje de simetría bilateral los cuales corresponden respectivamente a la mitad de las distancias entre los sitios de inserción izquierdo y derecho de las patas caminadoras 1 y 4 (Figura 3-3).

Figura 3-3: Ubicación y selección de puntos de referencia medidas como coordenadas de la placa esternal de *P. argus*. La numeración de los puntos de referencia denota el arreglo seguido durante la digitalización.



La digitalización de las coordenadas, la repetibilidad en la toma de *landmarks* y la generación de las variables de tamaño y conformación se realizaron con los diferentes módulos del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013). Específicamente, las coordenadas de cada punto se digitalizaron utilizando el módulo COO y los datos crudos se sometieron a Análisis Generalizado de Procrustes para obtener las variables de tamaño (tamaño

centroide) y conformación (deformaciones parciales o en inglés, *Partial Warps* y componentes uniformes y no uniformes) utilizando el módulo MOG. Para estimar la precisión de los puntos de referencia en los individuos, las coordenadas se digitalizaron dos veces sobre el grupo de fotos y se realizaron pruebas de repetibilidad, la cual se calcula como la varianza individual/varianza total en una ANOVA de una vía, modelo II sobre medidas repetidas (Arnqvist & Mårtensson, 1998) utilizando el módulo VAR.

En la aproximación de Procrustes, la suma de las distancias elevadas al cuadrado entre cada uno de los objetos y la configuración del objeto de referencia se minimiza iterativamente por traslaciones y rotaciones rígidas (Rohlf, 1990; Goodall, 1991). En cada una de las iteraciones, se actualiza la referencia la cual representa la configuración media de todas las muestras superpuestas. El efecto de la escala se elimina de las coordenadas superpuestas dividiéndolas por el tamaño centroide. Por su parte, las traslaciones y las rotaciones rígidas eliminan además los efectos de la posición y orientación en el espacio de los objetos bajo estudio, generando variables de conformación libres de la variación no biológica. Tales variables se dividen matemáticamente en un componente no uniforme (deformaciones parciales o en inglés, *partial warps*) y un componente uniforme. Este último representa las deformaciones globales; mientras que, el componente no uniforme representa las deformaciones regionales de cada objeto respecto al de la referencia (Bookstein, 1991). Las variables de conformación recapitulan los cambios de la conformación total y pueden ser usadas en análisis estadísticos para evaluar la variación intra- e intergrupos.

3.3.1 Variables del tamaño

El estimador isométrico Tamaño Centroide se utilizó para las comparaciones del tamaño. El tamaño centroide se define como la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las distancias de todos los puntos de referencia de su centroide (Klingerberg *et al.*, 2002), o como la raíz cuadrada de las distancias entre el centro de la configuración de los puntos de referencia y cada punto de referencia individual (Bookstein, 1991). Esta variable se extrajo de la matriz de coordenadas utilizando el módulo MOG del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013). Para la comparación del tamaño entre sexos, entre sitios geográficos y entre escenarios oceanográficos, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones pareadas de Mann Whitney debido a que la variable no satisfizo los

supuestos requeridos para aplicar una prueba paramétrica (Shapiro-Wilks = 0.953; $P = 0.0013$; Levene: 2.87; $P = 0.091$).

3.3.2 Variables de la conformación

La variación de la conformación de la placa esternal entre sexos, sitios geográficos y escenario oceanográfico se contrastó con un análisis multivariado de varianza (Manova) multifactorial utilizando el programa SAS versión 9.4. Adicionalmente, las variables de conformación se sometieron a Análisis de Componentes Principales usando el módulo COV del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013). La comparación de la conformación de la placa esternal entre sexos y entre orígenes geográficos se realizó mediante análisis de componentes principales usando la variación total de la conformación. Las significancias de las diferencias entre las distancias euclidianas en cada uno de los contrastes, se calcularon con 1000 permutaciones y se ajustaron de acuerdo a la prueba Bonferroni en las comparaciones múltiples (Rice, 1989). El efecto residual del tamaño en las variables de conformación, se exploró utilizando un análisis de regresión multivariado y una prueba de permutación para la significancia estadística (Good, 2000). Para averiguar si las pendientes de crecimiento seguían un patrón alométrico común, se utilizó un análisis multivariado de covarianza. En todos los contrastes donde se encontró efecto alométrico significativo con pendientes similares, se calculó la significancia estadística después de la corrección por tamaño. De otro lado, las distancias Euclidianas entre sitios geográficos se utilizaron para construir un dendrograma con el método Neighbour Joining.

3.4 Cálculo de Q_{st} y comparación con Φ_{st}

La diferenciación genética entre poblaciones con base en rasgos cuantitativos, se calculó con el estimador $Q_{st} = V_a / (V_a + 2V_w)$ donde V_a corresponde a la varianza entre los grupos y V_w corresponde a la varianza dentro de los componentes del grupo. Para este cálculo se utilizaron las variables de conformación (PW) de cada par de poblaciones y la significancia estadística se obtuvo mediante 1000 permutaciones utilizando el módulo COV del paquete CLIC V70 (Dujardin, 2013). El contraste entre los resultados genéticos y morfométricos se realizó comparando los valores Q_{st} con los valores de divergencia genética (Φ_{st}) obtenidos por Larriviere (2013) y Ballesteros (2014) para las mismas poblaciones, mediante marcadores moleculares tipo microsatélites.

4.Resultados

4.1 Repetibilidad

La congruencia entre los dos grupos de medidas del mismo grupo de fotografías mostró ser alta para las coordenadas alineadas (Tabla 4-1), el tamaño ($R=0.999$) y la conformación para los primeros cinco componentes principales (Tabla 4-2) los cuales representan el 94% de la variación total. La medida del error aumentó en los siguientes *relative warps* tal como lo observó Arnqvist & Mårtensson (1998), Caro-Riaño *et al.*, (2009) y Márquez (2011).

Tabla 4-1: Repetibilidad de las coordenadas alineadas (LM) en hembras y machos de *P. argus*.

LM	Hembras		Machos	
	X	Y	X	Y
1	0.942293	0.917366	0.982422	0.975631
2	0.891997	0.929118	0.972541	0.984797
3	0.969092	0.948731	0.990374	0.987375
4	0.954161	0.982642	0.982371	0.982763
5	0.861437	0.941425	0.977294	0.983840
6	0.952308	0.892922	0.980232	0.984589

Tabla 4-2: Repetibilidad (R) y contribución (V) de los primeros cinco componentes principales (CP) a la variación total de la conformación de la placa estrenal en hembras y machos de *P. argus*.

CP	Hembras		Machos	
	R	%V	R	%V
1	0.992	61	0.988	67
2	0.956	14	0.983	14
3	0.876	10	0.936	8
4	0.918	6	0.973	5
5	0.891	3	0.916	2

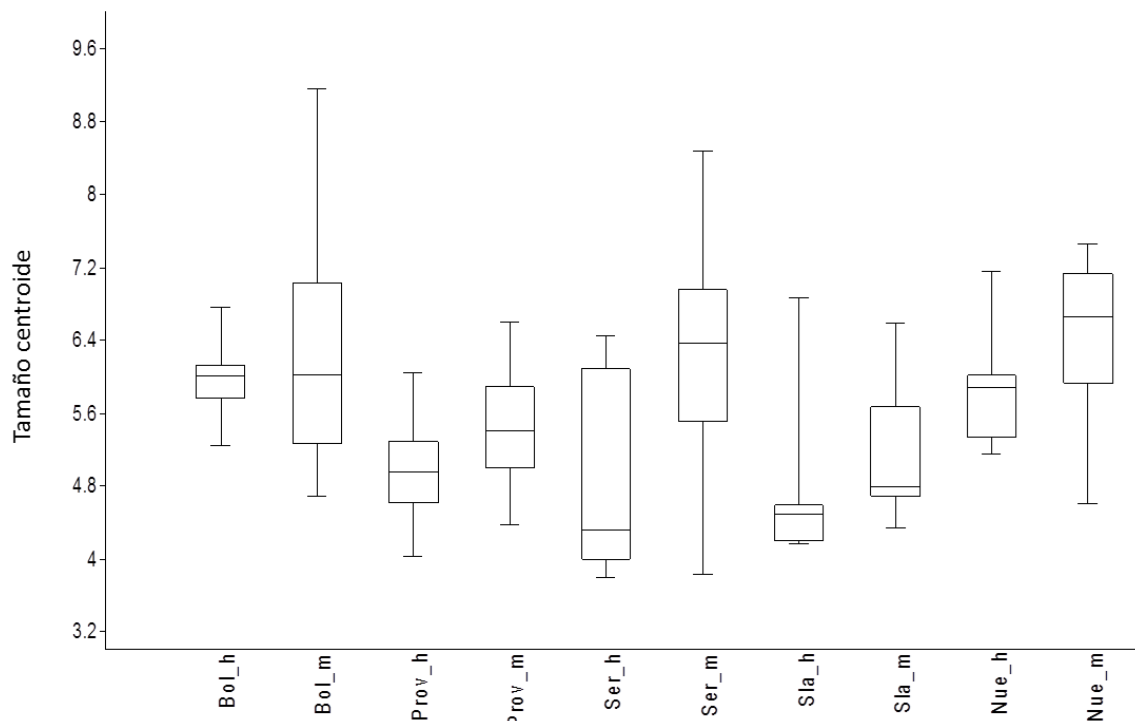
4.2 Variación en el tamaño

La Tabla 4-3 resume algunos aspectos de la estadística descriptiva del tamaño de hembras y machos de langosta espinosa, en cada sitio geográfico. Se detectó dimorfismo sexual en el tamaño comparando hembras y machos de los sitios geográficos evaluados (Kruskall-Wallis: $H : 63.91$; $P = 2.349 \times 10^{-10}$). Sin embargo, en la comparación dentro de cada sitio, el dimorfismo sexual en el tamaño fue significativo en Providencia y Serrana pero no lo fue en el atolón Bolívar, Serranilla y Bajo Nuevo, lo que indica variaciones en el grado de dimorfismo sexual entre sitios (Tabla 4-3, Figura 4-1).

Tabla 4-3: Estadística descriptiva del tamaño de la placa esternal en hembras y machos de langosta espinosa en las zonas de estudio. N: número muestral, DE: desviación estándar, P: significancia estadística de las diferencias de tamaño entre machos y hembras.

Sitio	Sexo	N	Media	DE	Mediana	P
Bolívar	Hembra	14	5.963	0.381	6.004	0.968
	Macho	28	6.180	1.152	6.014	
Providencia	Hembra	33	4.992	0.512	4.943	0.002
	Macho	41	5.433	0.585	5.402	
Serrana	Hembra	7	4.759	1.059	4.310	0.008
	Macho	29	6.197	1.022	6.361	
Serranilla	Hembra	5	4.857	1.134	4.488	0.097
	Macho	15	5.113	0.639	4.789	
Nuevo	Hembra	5	5.899	0.787	5.877	0.231
	Macho	16	6.374	0.871	6.651	

Figura 4-1: Distribución del tamaño centroide de hembras (h) y machos (m) de las zonas analizadas del archipiélago. Bol: Bolívar, Prov: Providencia, Ser: Serrana, Sla: Serranilla, Nue: Nuevo. Solamente en Providencia ($P = 0.002$) y Serrana ($P = 0.008$) las diferencias de tamaño entre machos y hembras fueron estadísticamente significativas.



La comparación del tamaño por origen geográfico mostró diferencias significativas tanto en machos (Kruskall Wallis: 29.69; $P = 1.70E-5$) como en hembras (Kruskall Wallis: 24.02; $P = 7.91E-5$) pero no se observó una tendencia clara. Por ejemplo, los machos de Serranilla y Providencia fueron mucho más pequeños que los de Bajo Alicia, Bajo Nuevo, Serrana y Bolívar (Figura 4-2, Tabla 4-4). De otro lado, las hembras solo conformaron dos grupos de tamaños en donde las langostas de Bolívar y Bajo Nuevo fueron las más grandes (Figura 4-3, Tabla 4-5).

Figura 4-2: Variación en tamaño (cm) de machos adultos de *P. argus*. Bajo Nuevo (NUE), Bajo Alicia (ALIC), Serrana (SER), Bolívar (BOL), Providencia (PRO), Serranilla (SLA).

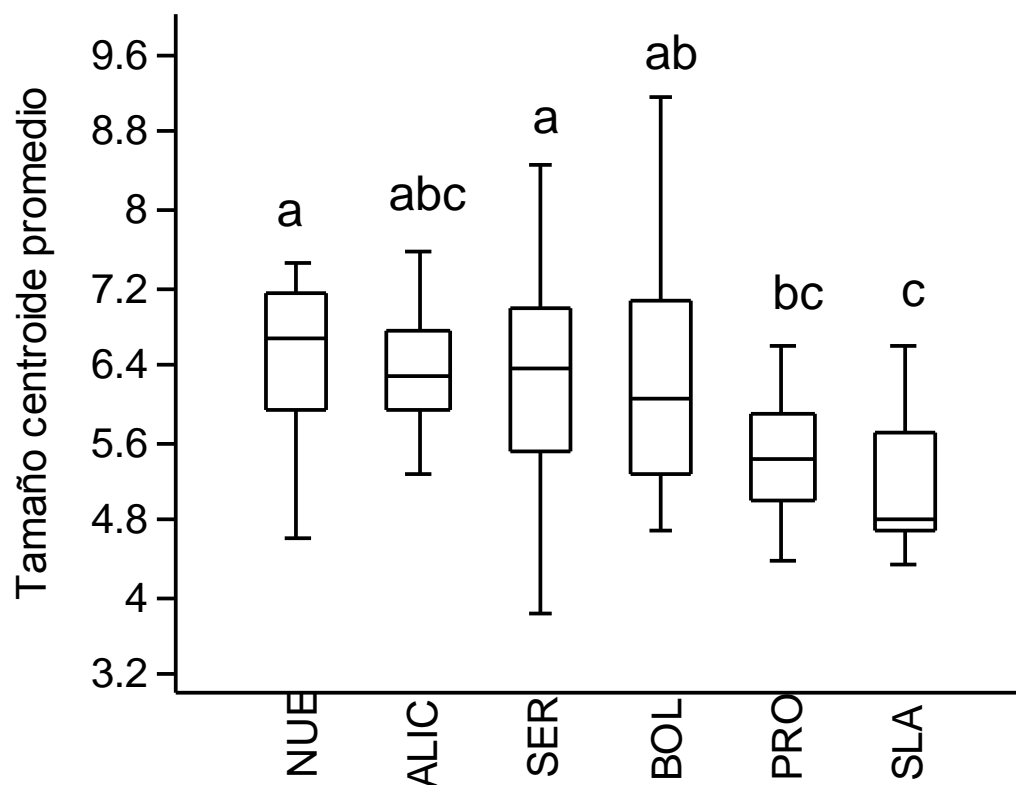


Tabla 4-4: Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas externas de los machos adultos de *P. argus* entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

	Nuevo	Alicia	Serrana	Bolívar	Providencia	Serranilla
Nuevo	---					
Alicia	1.000	---				
Serrana	1.000	1.000	---			
Bolívar	1.000	1.000	1.000	---		
Providencia	0.010	0.150	0.008	0.180	---	
Serranilla	0.006	0.067	0.007	0.015	1.000	---

Figura 4-3: Variación en tamaño (cm) de hembras adultas de *P. argus*. Bolívar (BOL), Bajo Nuevo (NUE), Providencia (PRO), Serranilla (SLA), Serrana (SER).

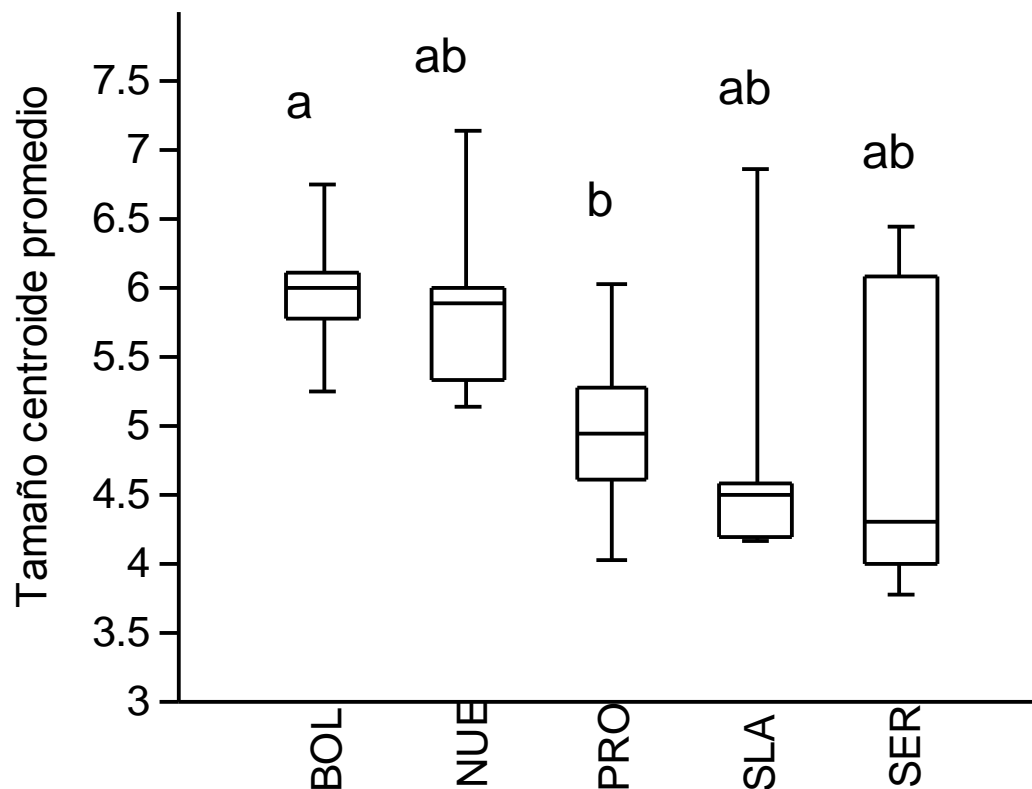


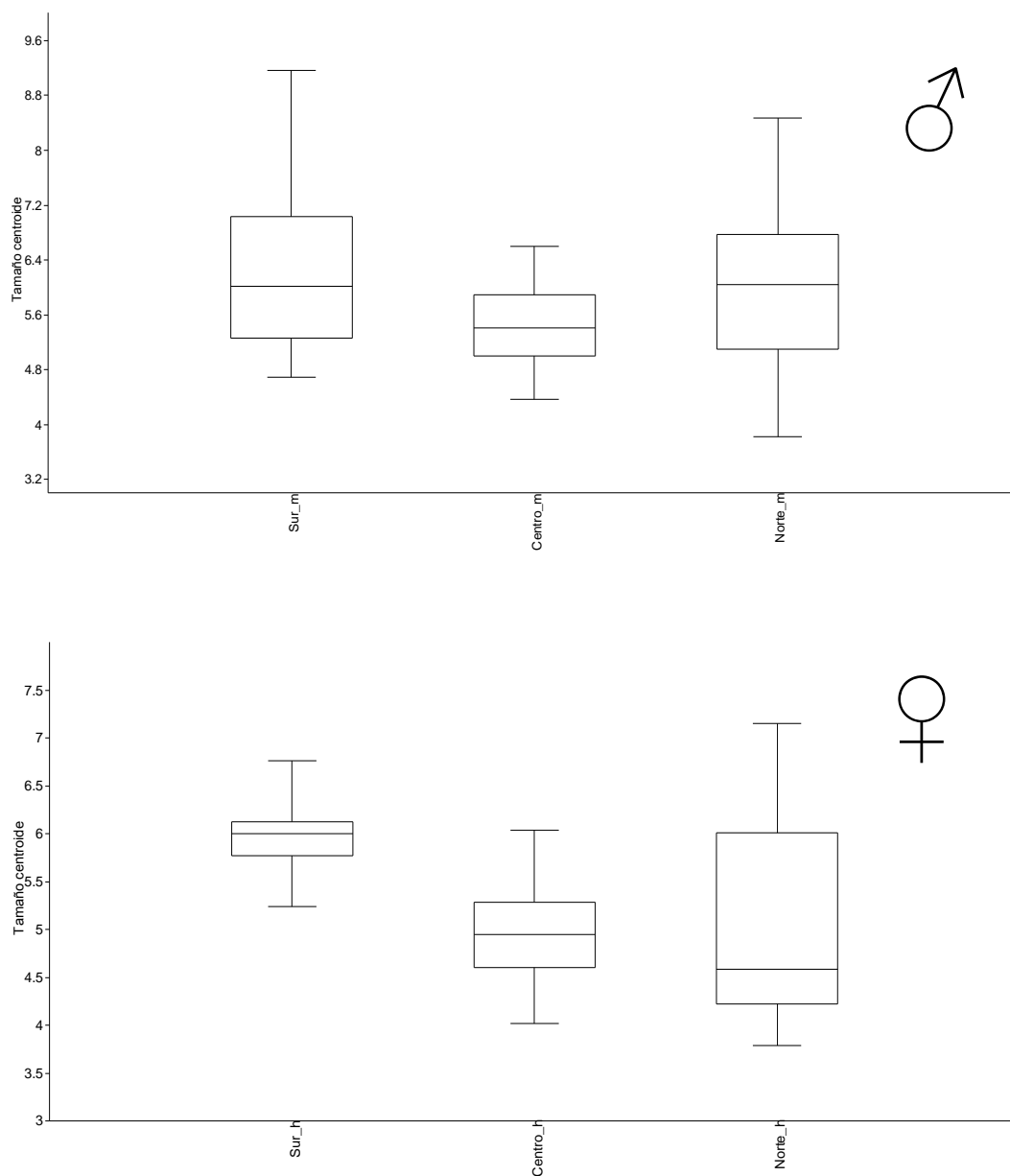
Tabla 4-5: Significancia estadística de las diferencias de tamaño de las placas esternales de las hembras adultas de *P. argus* entre pares de sitios geográficos. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

	Bolívar	Nuevo	Providencia	Serranilla	Serrana
Bolívar	---				
Nuevo	1.000	---			
Providencia	0.000	0.108	---		
Serranilla	0.577	0.947	1.000	---	
Serrana	0.402	1.000	1.000	1.000	---

De igual manera se observó la variación del tamaño centroide de acuerdo al escenario oceanográfico (Figura 4-4): Zona Norte (Nuevo, Serranilla, Serrana), Zona Centro (Providencia) y Zona Sur (Bolívar). El tamaño promedio de los machos de la zona Centro fue significativamente más pequeño que los de las zonas Sur ($P = 0.010$) y Norte ($P = 0.005$). De otro lado, las hembras de la zona Sur fueron significativamente más grandes que las de la Zona Centro ($P < 0.001$) pero no mostraron diferencias con la zona Norte

($P = 0.027$) después de la corrección *Bonferroni*. Entre las hembras de las zonas Centro y Norte no se detectaron diferencias estadísticamente significativas ($P = 0.774$).

Figura 4-4: Distribución del tamaño centroide de machos (♂) y hembras (♀) adultos de *P. argus*, de acuerdo con el escenario oceanográfico del ASAPSC: Zona Norte (Nuevo, Serranilla, Serrana), Zona Centro (Providencia) y Zona Sur (Bolívar).



4.3 Variación de la conformación

Las diferencias de conformación de la placa esternal entre sexos, origen geográfico y escenario oceanográfico fueron estadísticamente significativas (Tabla 4-6).

Tabla 4-6: Análisis de varianza multivariada multifactorial general para contrastar las diferencias de conformación de la placa esternal de la langosta espinosa entre sexos, origen geográfico y escenario geográfico. F: estadístico F, Gl_1 y Gl_2 : grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; P: probabilidad. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

Factor	Λ Wilks	F	Gl_1	Gl_2	P
Sexo	0.369	25.1	12	176	<.0001
Geografía	0.084	12.75	48	680	<.0001
Escenario oceanográfico	0.164	21.91	24	358	<.0001

Una objeción obvia a los resultados encontrados por MANOVA es que las variables de conformación no cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad multivariadas. Sin embargo, los resultados anteriores fueron corroborados por los respectivos análisis de componentes principales, en los que el cálculo de los valores P para la inferencia estadística está basado en una estrategia robusta no paramétrica apoyada en remuestreo por permutaciones, la cual no requiere satisfacer los supuestos de normalidad y homocedasticidad multivariadas. También en este caso, el dimorfismo sexual de la conformación de la placa esternal fue significativo en los sitios examinados (Tablas 4-7). En los casos en los que el efecto alométrico fue significativo, se aceptó la hipótesis de un modelo alométrico común; por lo anterior, fue posible corregir por tamaño, las variables de conformación (Tabla 4-8). El análisis del dimorfismo sexual eliminando el efecto alométrico mostró diferencias significativas en los todos sitios (Tabla 4-9).

Tabla 4-7. Distancias euclidianas entre la conformación de machos (M) y hembras (H) de langosta espinosa en el archipiélago, calculadas con efecto alométrico. El asterisco

denota ausencia de efecto alométrico. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

Sitio	Numero muestral		Con alometría	
	M	H	Distancia Euclidiana	P
Nuevo	16	5	0.028	0.002
Serranilla	15	5	*	*
Serrana	29	7	0.045	0.000
Providencia	41	33	0.029	0.000
Bolívar	28	14	0.030	0.004

Tabla 4-8. Análisis de covarianza multivariada para contrastar la hipótesis de un modelo alométrico común. F: estadístico F, Gl_1 y Gl_2 : grados de libertad del numerador y denominador, respectivamente; P: probabilidad. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

Sitio	λ Wilks	F	Gl_1	Gl_2	P
Nuevo	0.539	1.069	8	10	0.451
Serranilla	0.365	1.954	8	9	0.169
Serrana	0.797	0.795	8	25	0.612
Providencia	0.880	1.069	8	63	0.396
Bolívar	0.725	1.472	8	31	0.207

Tabla 4-9. Distancias euclidianas entre la conformación de machos (M) y hembras (H) de langosta espinosa en el archipiélago, calculadas sin efecto alométrico. Los valores en negrilla denotan significancia estadística.

Sitio	Número muestral		Sin alometría	
	M	H	Distancia Euclidiana	P
Nuevo	16	5	0.022	0.001
Serranilla	15	5	0.041	0.000
Serrana	29	7	0.024	0.019
Providencia	41	33	0.023	0.000
Bolívar	28	14	0.027	0.000

Para efectos ilustrativos, se muestran los mapas factoriales obtenidos por análisis de componentes principales de la conformación de machos y hembras en dos sitios del archipiélago (Figuras 4-5 y 4-6).

Figura 4-5: Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de *Panulirus argus* de Bolívar en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). CP1: desde -0.079 a 0.77; CP2: desde -0.047 a 0.018. El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis.

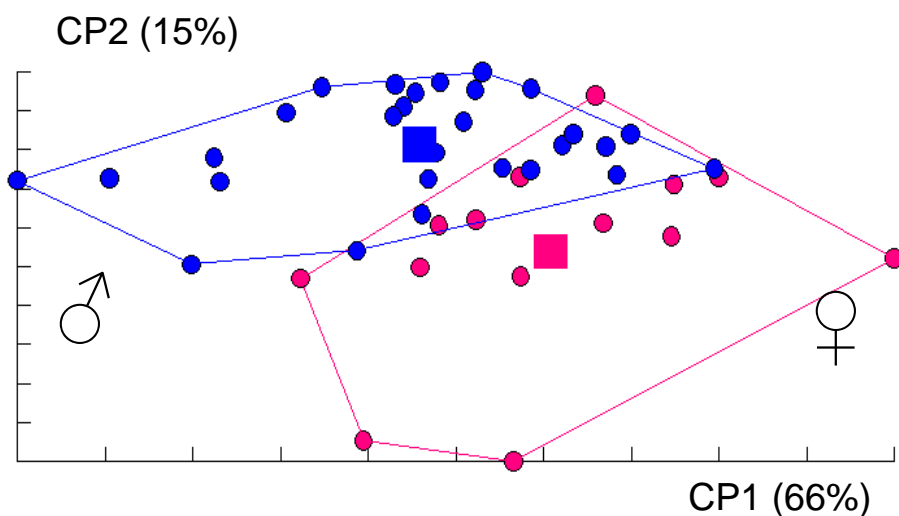
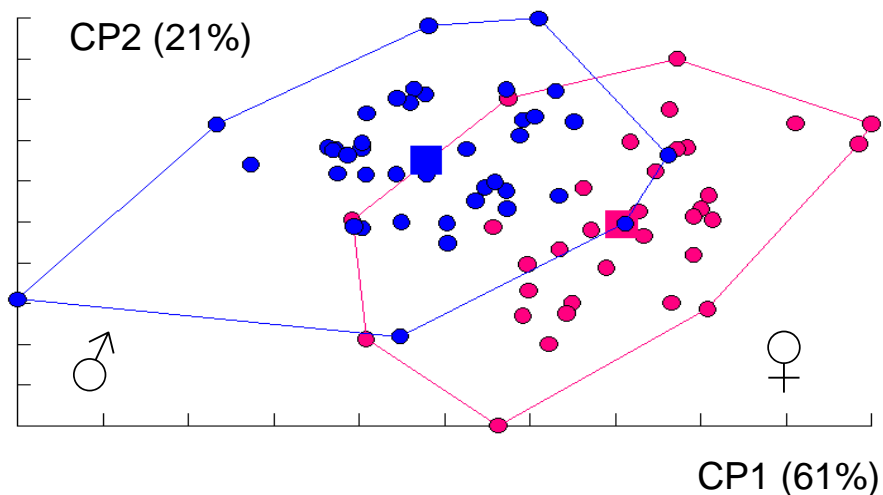
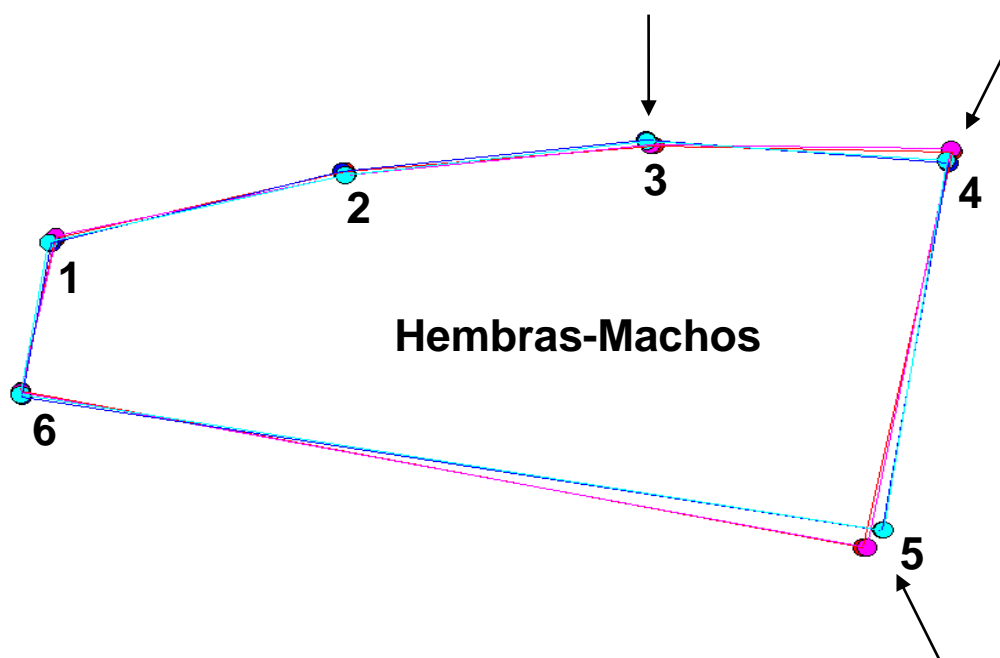


Figura 4-6: Mapa factorial que muestra la distribución de machos y hembras de *Panulirus argus* de Providencia en el plano de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2). CP1: desde -0.070 a 0.51; CP2: desde -0.038 a 0.027. El centroide de cada grupo está indicado por un cuadrado en cada polígono. El porcentaje de variación de los dos primeros componentes principales está indicado en paréntesis.



La comparación de las configuraciones promedio de la placa esternal entre machos y hembras mostró que la mayor variación estuvo concentrada entre los puntos de referencia 4 y 5, los cuales representan la mitad de la placa esternal delimitada por los puntos de inserción del cuarto par de patas caminadoras (pleópodos). En este sector las hembras poseen los esternitos sexto y séptimo de la zona ventral modificados en forma de receptáculo seminal denominado thelycum, o espermateca. Estas diferencias se mantuvieron para todos los sitios geográficos (Figura 4-7).

Figura 4-7: Dimorfismo sexual en la conformación de la placa esternal de *Panulirus argus*. Los polígonos conectan las coordenadas residuales después de la superposición de Procrustes al consenso general. Los círculos sólidos representan los puntos anatómicos de referencia (*landmarks*). Las flechas denotan los sitios de mayor diferencia en la conformación de la placa esternal entre machos y hembras. Las hembras se denotan con tonos rosa mientras que los machos en tonos azules.



La comparación de la conformación por sitio geográfico, mostró una tendencia de agrupación de acuerdo a la zona del Archipiélago: Norte, Centro y Sur (Figura 4-8). Esta tendencia de agrupación es concordante con los escenarios oceanográficos definidos por la influencia de la Corriente central del Caribe y los giros Panamá-Colombia 1 y 2. Las diferencias de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales fueron estadísticamente significativas entre los sitios tanto para machos (Tabla 4-10) como para hembras (Tabla 4-11).

Figura 4-8: Árbol Neighbour Joining basado en las distancias euclidianas derivadas de la variación total de la placa esternal de *Panulirus argus*.

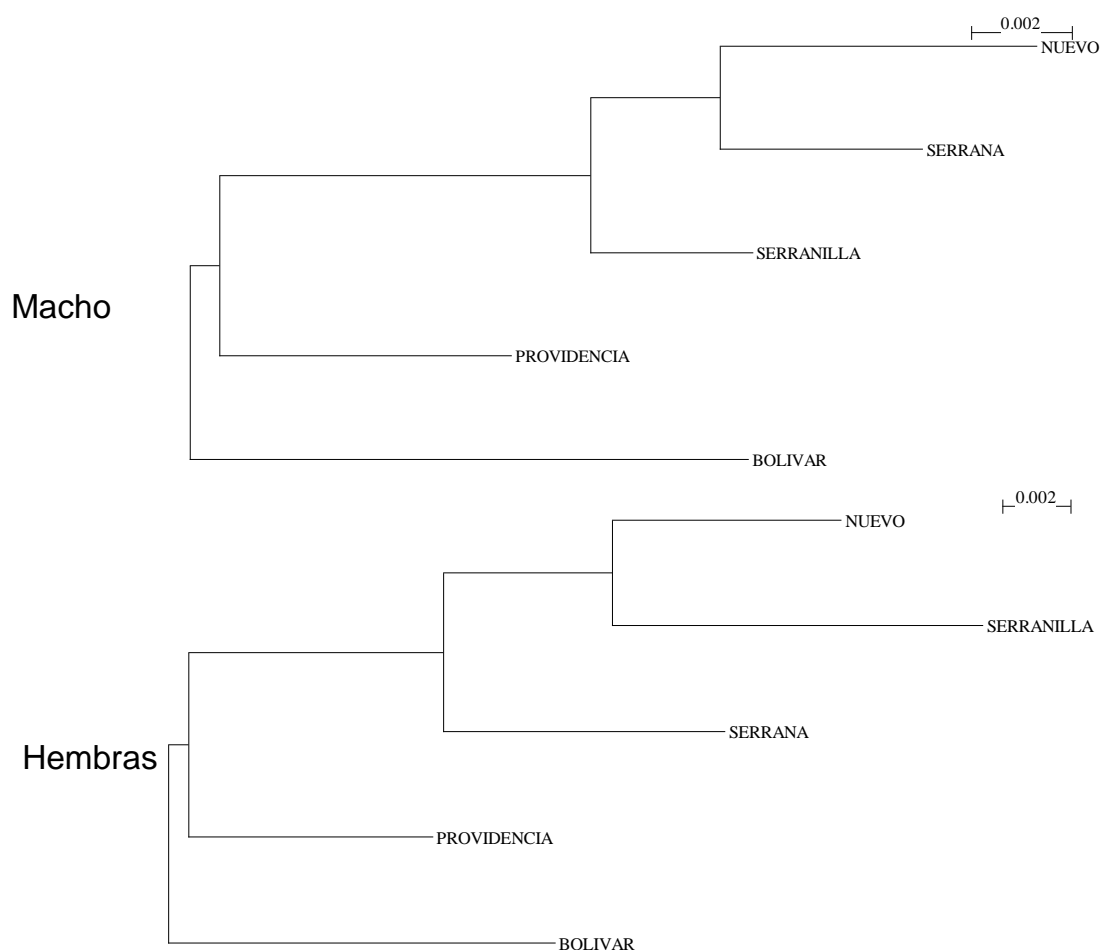


Tabla 4-10: Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de los Machos entre sitios de muestreo. Los valores en negrilla denotan significancia estadística después de la corrección Bonferroni ($P < 0.0050$).

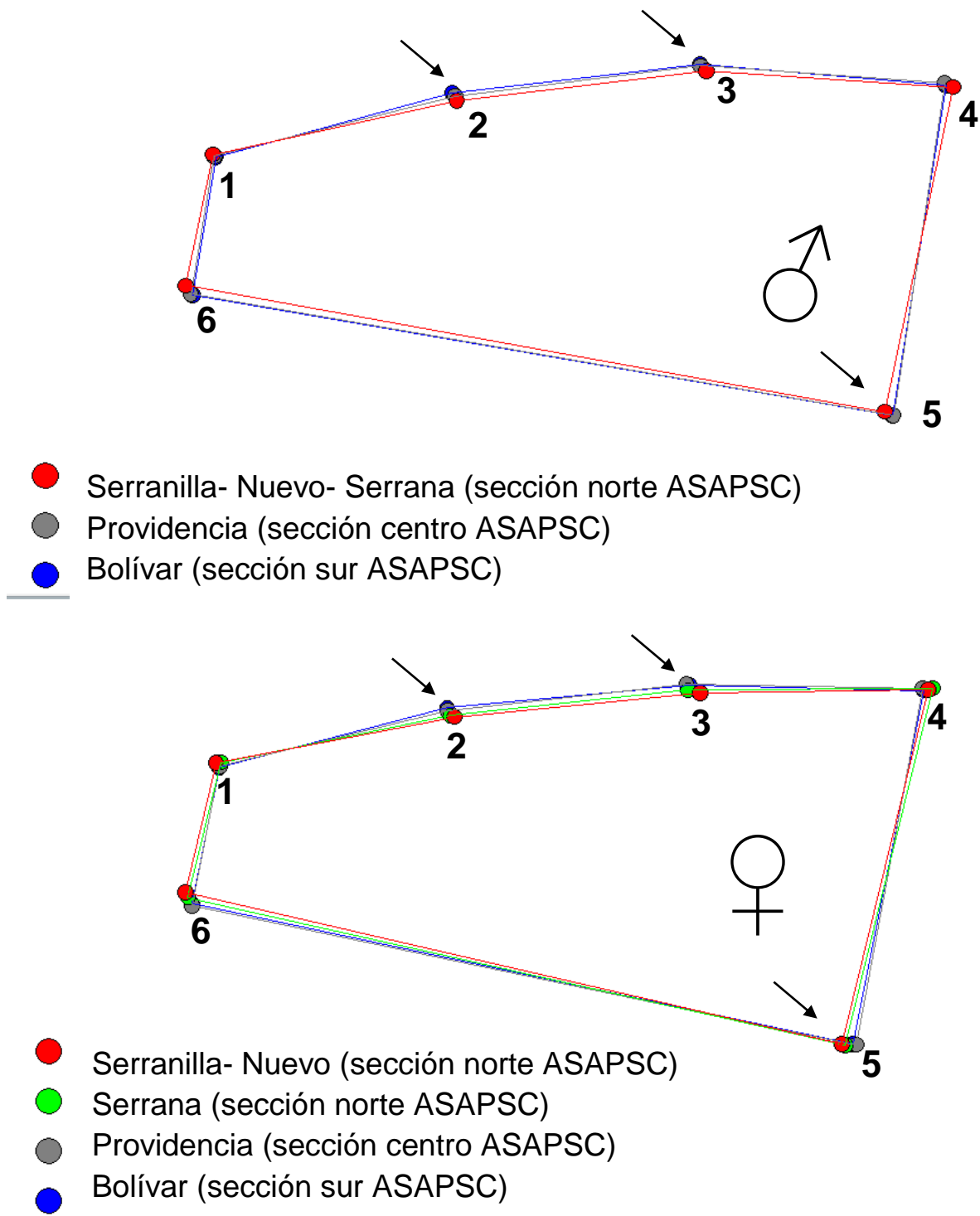
	Nuevo	Bolívar	Providencia	Serrana
Bolívar	0.000			
Providencia	0.000	0.000		
Serrana	0.093	0.000	0.000	
Serranilla	0.120	0.000	0.002	0.079

Tabla 4-11: Significancia estadística de las distancias euclidianas de las conformaciones de las placas esternales de las Hembras entre sitios de muestreo. Los valores en negrilla denotan significancia estadística después de la corrección Bonferroni ($P < 0.0050$).

	Nuevo	Bolívar	Providencia	Serrana
Bolívar	0.000			
Providencia	0.001	0.000		
Serrana	0.020	0.000	0.002	
Serranilla	0.058	0.000	0.000	0.000

La comparación de las configuraciones promedio de la placa esternal entre sitios geográficos mostró que la conformación de la parte anterior de la placa esternal (puntos de referencia 2, 3 y 5) de los machos fue más estrecha en el sector Norte, seguido del sector Centro y Sur (Figura 4-9). Un comportamiento similar fue observado por las hembras excepto porque en este caso las conformaciones promedio de Serrana fueron un poco menos estrechas que las de Serranilla y Nuevo (Figura 4-9). Lo anterior muestra un gradiente en el que la placa esternal se va estrechando en el sentido Sur – Norte. Los cambios por escenario oceanográfico están relacionados con los puntos de inserción de los pares de patas caminadoras 3 y 4. Sin embargo, es importante resaltar que los puntos de inserción del cuarto par de patas caminadoras no cambió entre sitios.

Figura 4-9: Diferencias en la conformación de machos (♂) y hembras (♀) entre escenarios oceanográficos. Las flechas indican los puntos de mayor variación.



4.4 Comparación Q_{ST} y Φ_{ST}

Los valores Q_{ST} utilizando variables de conformación, estuvieron en un rango entre 0.154 - 0.410 en hembras y 0.276 – 0.464 en machos. En todos los casos se determinó que los valores Q_{ST} fueron mayores que los valores Φ_{ST} reportados en trabajos previos (Larriviere, 2013; Ballesteros, 2014) los cuales estuvieron en un rango entre 0.000 y 0.031 (Tabla 4-12), lo cual puede indicar que las placas esternales de las langostas del archipiélago se han diversificado más de lo que se espera solamente por deriva genética e indican que el ambiente juega un papel importante en ello.

Tabla 4-12: Distancias Q_{ST} y Φ_{ST} entre poblaciones de *Panulirus argus*. Los valores Φ_{ST} fueron descritos por Larriviere (2013) y Ballesteros (2014).

COMPARACIONES		Q_{ST}		Φ_{ST}
		Hembras	Machos	
Serrana	Serranilla	0.154	0.420	0.031
Bolívar	Serranilla	0.224	0.396	0.012
Providencia	Serranilla	0.241	0.464	0.007
Bolívar	Providencia	0.252	0.307	0.006
Nuevo	Serranilla	0.266	0.337	0.012
Nuevo	Providencia	0.273	0.351	0.000
Nuevo	Serrana	0.284	0.276	0.000
Providencia	Serrana	0.305	0.442	0.006
Bolívar	Serrana	0.388	0.317	0.030
Nuevo	Bolívar	0.410	0.297	0.030

5. Discusión

En este trabajo se determinó el efecto del sexo, la geografía y el escenario oceanográfico sobre la variación fenotípica de la placa esternal de la langosta espinosa *P. argus* en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. La expectativa *a priori* era que la langosta espinosa exhibiría variación fenotípica entre cayos, bancos y/o bajos del archipiélago debido a que estos sitios presentan una gran heterogeneidad ambiental como producto de: (1) diferentes grados de presión natural y antropogénica del escenario oceanográfico (influencia diferencial de corrientes marinas, coberturas diferentes de coral, pesca artesanal vs pesca industrial), (2) desarrollo desde post-larvas hasta adulto confinado a cada sitio de asentamiento debido a la batimetría de la zona y (3) evidencias de diferenciación fenotípica en otra especie que habita la zona (Márquez *et al.*, 2009; Montoya, 2014).

Los resultados de este estudio demuestran que todos los factores evaluados (sexo, geografía y escenario oceanográfico) tienen una influencia estadísticamente significativa sobre el tamaño (Tablas 4-3; 4-4; 4-5) y la conformación (Tablas 4-6; 4-7; 4-9; 4-10; 4-11) de la placa esternal de la langosta espinosa, lo cual es concordante con la expectativa inicial y brinda soporte a la hipótesis planteada. Las variaciones fenotípicas relacionadas con el sexo, la geografía y el escenario oceanográfico también se han encontrado en la concha del caracol pala *Strombus gigas* proveniente de las mismas zonas del ASAPSC (Márquez *et al.*, 2009; Montoya, 2014) y en el caparazón de *Mithrax spinosissimus* en las islas de Providencia, Rosario y Tintipán, en los cuales encontraron tanto diferencias sexuales, geográficas y genéticas (Martínez, 2014).

El tamaño y la conformación de la placa esternal han sido útiles para discriminar especies crípticas en los complejos *Petrolisthes galathinus* (Hiller *et al.*, 2006) y *Austropotamobius pallipes* (Bertocchi *et al.*, 2008); sin embargo, hasta ahora no había sido utilizada para estudiar la variación fenotípica a nivel intraespecífico. Los resultados de este trabajo demuestran que este rasgo (placa esternal) puede variar aún en el nivel intra-específico

(en el nivel micro-evolutivo), y esto debe tenerse presente para otro tipo de análisis en el nivel macro-evolutivo que pueda generarse a futuro, por ejemplo si se quisiera discriminar entre haplotipos divergentes como los brasileros (*Panulirus* sp ó *Panulirus argus westoni*) y caribeños (*P. argus argus*) de *Panulirus argus*.

En general, el tamaño de la placa esternal de los machos fue significativamente más grande que la de las hembras (dimorfismo sexual en tamaño: Figura 4-1) lo cual ha sido observado en otras estructuras como caparazón (Gómez *et al.*, 2007) y contrasta con lo observado en otros crustáceos del complejo *Petrolisthes galathinus*, *Petrolisthes glaselli* del este del Pacífico y *Parapetrolisthes tortugensis*, en los que las hembras mostraron una placa más ancha que los machos (Hiller *et al.*, 2006). Sin embargo, el dimorfismo sexual en el tamaño de la placa esternal varió entre los sitios del archipiélago, sugiriendo que el grado de dimorfismo sexual en langosta puede diferir de una localidad a la otra. Estas diferencias podrían estar influidas por el bajo número muestral de hembras en algunos de los sitios, debido a que las hembras con espermateca que no permitían observar los puntos anatómicos de referencia fueron eliminadas de los análisis. Pese a lo anterior, no se puede descartar la posibilidad de que tales diferencias reflejen plasticidad fenotípica tal como ocurre en otras taxas (Stillwell *et al.*, 2010; Márquez *et al.* 2009; Márquez, 2011; Montoya, 2014). Tal evento es factible que ocurra en la langosta espinosa dado que se ha descrito que diferentes rasgos morfológicos de los crustáceos exhiben plasticidad fenotípica (Lebour, 1928; Guerao *et al.*, 2006; Sato & Suzuki, 2010; Ogburn *et al.*, 2011).

De manera similar, la placa esternal de *P. argus* exhibió dimorfismo sexual en la conformación (Figuras 4-5; 4-6), aspecto que se ha descrito en otras estructuras de crustáceos tales como el caparazón en *Carcinus maenas* (Ledesma *et al.*, 2010), en *Aegla marginata* (Trevisan *et al.*, 2012), en el langostino colorado *Munida rugosa* (Claverie & Smith, 2010) y en los pleópodos de estados juveniles de *Liocarcinus depurator* (Guerao & Abelló, 2011). Este dimorfismo podría resultar de respuestas sexualmente variables a diferentes presiones de selección natural, tal como ocurre en otras especies como *Carcinus maenas*, en donde las fuerzas de selección parecen favorecer la conformación de caparazones lateralmente más comprimidos, lo cual aumenta la convexidad del caparazón de la hembra (Ledesma *et al.*, 2010).

Específicamente, en este trabajo se encontró que la placa esternal de las hembras está más ensanchada en la región en donde se inserta el cuarto par de patas caminadoras

(séptimo esternito torácico). Este ensanchamiento se da para dar espacio suficiente a la espermateca y debido a que las aperturas gonadales de la hembra se localizan en la coxa del tercer par de pereiópodos, que corresponde al sexto esternito torácico. El ensanchamiento podría estar asociado a la capacidad de las hembras de cargar más espermatozoides y la fecundación de los huevos (Figura 4-7). Debido a que estas diferencias persistieron después de eliminar el efecto alométrico, las diferencias sexuales en la conformación de la placa esternal no pueden atribuirse al tamaño. Este resultado contrasta con lo observado en otras estructuras para las que se han descrito cambios alométricos en varias especies de crustáceos (Harnoll, 1982; Hines, 1982), *Panulirus inflatus* (García-Rodríguez *et al.*, 2004) y *A. marginata* (Trevisan *et al.*, 2012), algunos de los cuales han propuesto que las limitaciones alométricas modulan la fecundidad de las hembras de varias especies de crustáceos (Hines, 1982; Trevisan *et al.*, 2012).

Adicionalmente, los resultados de este trabajo mostraron diferencias en el tamaño y conformación de la placa esternal de langosta espinosa entre los diferentes sitios examinados (Figuras 4-1; 4-2; 4-3). La distribución de los tamaños por sitio geográfico no siguió un patrón claro en ninguno de los sexos. Esos resultados no parecen explicarse por el método de captura debido a que se utilizó el mismo método en todos los sitios (capturas manuales en menos de 30 m). La presión de pesca tampoco parece explicar estos resultados debido a que no hay una relación directa entre áreas con mayor presión de pesca y menor tamaño de los individuos. Pese a lo anterior se observó en Providencia que los machos son significativamente más pequeños que en las otras áreas, lo cual puede estar relacionado con presión de pesca que se realiza en esa isla, dada la cercanía de los pobladores con los recursos.

Una relación entre disminución del tamaño del cuerpo y de la talla de madurez sexual como resultado del efecto de la pesca se ha observado en *P. argus* (Gómez *et al.*, 2007) y varias especies de peces (Beachman, 1983; Jorgensen, 1990; McAllister *et al.*, 1992; Longhurst, 1998; Ratz *et al.*, 1999; Froese & Pauly, 1998; Morgan & Colbourne, 1999; Zuanenburg, 2000; Stergiou, 2002). La distribución por tamaños tampoco parece estar relacionada con diferencias genéticas debido a que los trabajos con marcadores moleculares en el ASAPSC (Larriviere, 2013; Rangel, 2013; Ballesteros, 2014) no comprobaron diferencias genéticas estadísticamente significativas entre los sitios estudiados.

Las conformaciones de las placas esternales de las langostas espinosas de los atolones del archipiélago fueron significativamente diferentes entre algunos sitios geográficos y mostraron una tendencia de agrupación concordante con el escenario oceanográfico de las zonas Norte, Centro y Sur de la Reserva de Biosfera Seaflower (Figuras 3-1; 4-8). Como se mencionó anteriormente, estas diferencias de conformación también se han encontrado en otras especies de la misma área geográfica (Márquez *et al.*, En prep). Las diferencias morfométricas entre regiones también se ha descrito en otras especies de langosta en estudios basados en diferentes caracteres morfológicos. Por ejemplo, se han encontrado diferencias entre poblaciones cercanas y lejanas a la costa del sur de Nueva Inglaterra en la langosta americana *Homarus americanus* (Cadrin, 1995) y diferencias en la morfología larvaria entre poblaciones de langosta americana de Canadá (Harding *et al.*, 1993). Sin embargo, otros trabajos solo han mostrado pequeñas diferencias morfológicas entre poblaciones de la langosta europea *Homarus gammarus* entre nueve localidades de Reino Unido (Debusse *et al.*, 2001). Las diferencias morfométricas entre sitios también se han observado en otros crustáceos, como el cangrejo *Carcinus maenas* en donde se determinaron diferencias en el espesor del caparazón y las quelas entre dos sitios separados solamente por 2 Km (Souza *et al.*, 2011) y en *Cyrtograpsus affinis* en donde se observaron diferencias en el caparazón entre ambientes estuarinos y marinos del Río de la Plata y de Golfo Nuevo, Argentina (Lezcano *et al.*, 2012).

Las diferencias en la conformación de la placa esternal de las langostas del archipiélago pueden explicarse por plasticidad fenotípica en respuesta a diferencias locales de los factores ambientales. El papel principal del ambiente sobre el fenotipo está corroborado por la evidencia de que los valores Q_{ST} fueron mucho mayores que los valores Φ_{ST} sugiriendo que las placas esternales se han diversificado más de lo que se espera solamente por deriva genética. De manera adicional es importante tener presente que el Fenotipo es la relación del Genotipo más el Ambiente y las relaciones entre estos ($F=G+A+G*A$) y de acuerdo el flujo génico entre los atolones del archipiélago, evidenciado tanto por DNA mitocondrial (Rangel, 2013) como por microsatélites (Larriviere, 2013; Ballesteros, 2014), apoyan la idea, que las poblaciones de langosta genéticamente similares exhiben variaciones fenotípicas como posible respuesta a la heterogeneidad ambiental.

Teniendo en cuenta que la langosta espinosa tiene una dispersión amplia que le permite experimentar diferentes ambientes durante su desarrollo larvario, mientras que

experimenta un ambiente más homogéneo en una etapa juvenil y adulta relativamente sedentaria dadas las condiciones batimétricas del archipiélago, es razonable pensar que su principal estrategia evolutiva es la plasticidad fenotípica para aumentar la adaptación local. El razonamiento anterior está basado en la idea que la plasticidad fenotípica es la estrategia principal para facilitar la adaptación local en organismos que cambian el potencial de dispersión a lo largo de su vida (Van Tienderen, 1991; DeWitt *et al.*, 1998).

La plasticidad fenotípica como estrategia para responder a los ambientes heterogéneos también se ha descrito en *Munida gregaria* en respuesta a señales de asentamiento larvario (Chilton, 1909) o a cambios en la temperatura del agua relacionados con la profundidad (Bacardit, 1986). Se ha propuesto que estas variaciones fenotípicas pueden explicar la existencia de dos morfotipos de *M. gregaria*: gregaria y subrugosa (Pérez-Barros *et al.*, 2011). La plasticidad fenotípica también se ha descrito en *C. maenas* (Brian *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2010), una especie en la que la post-larva puede estar expuesta a presiones de predadores aun cuando tiene la capacidad de nadar y seleccionar el hábitat (Moksnes *et al.*, 1998).

Uno de los factores ambientales que puede estar influenciando la variación fenotípica de la placa esternal de las langostas del archipiélago es la densidad poblacional. Las diferencias de conformación entre escenarios oceanográficos mostraron en ambos sexos, un gradiente en el que la región anterior de la placa esternal (puntos de inserción de los pares de patas caminadoras 2 y 3) se va estrechando a medida que se avanza en el sentido de las zonas Sur-Norte. Este gradiente parece estar relacionado negativamente con la densidad poblacional de las zonas: las langostas con placas esternales más anchas están en la región de menor densidad poblacional donde se espera menor competencia por espacio y alimento; mientras que las langostas con placas más estrechas están en la región de mayor densidad poblacional en donde se espera que dicha competencia sea mayor. Este efecto de densidad poblacional también parece explicar las diferencias observadas en la conformación del caparazón de *C. maenas* (Souza *et al.*, 2011). Alternativamente, la presión de pesca podría explicar el patrón de variación de la conformación de la placa esternal, teniendo en cuenta su relación inversa con la intensidad en las actividades de pesca en estas zonas del archipiélago.

Resulta claro que de acuerdo con los argumentos de Cadrin (2005), en el ASAPSC existen por lo menos tres grupos de langostas con dinámicas de crecimiento distintas

(*stocks* fenotípicos) las cuales deben ser moduladas y manejadas separadamente, independiente de su homogeneidad genética. La anterior recomendación se hace con base a la idea de que las tasas ontogénicas influyen muchos atributos de la población que pueden estar íntimamente relacionadas a la dinámica poblacional, lo cual determina cómo cada stock responde a la explotación (Garrod & Horwood, 1984).

En conclusión, los resultados de este estudio indican que la placa esternal puede variar en el nivel intra-específico de una manera dependiente del sexo y la geografía relacionada con el escenario oceanográfico. Tales variaciones parecen explicarse por plasticidad fenotípica en respuesta a la variación ambiental pero el papel de estas variaciones en la eficacia biológica de la especie queda aún por explorar. A pesar de lo anterior, los resultados de este trabajo reflejan dinámicas de crecimiento distintas en las zonas Norte, Centro y Sur del ASAPSC lo que amerita un manejo separado de acuerdo a los grupos fenotípicos detectados en esas áreas. Esta información brinda una perspectiva diferente a la identificación de stocks genéticos con base en marcadores moleculares, los cuales no habían detectado diferencias genéticas entre regiones y sitios geográficos. De esta manera, la recomendación derivada del presente trabajo es que se debe complementar la sugerencia propuesta por Ballesteros (2014) de un manejo regional de este recurso dada su alta conectividad genética (varios países), con un manejo especial en el ASASC dado que existen tres stock fenotípicos en las zonas norte, centro y sur, que requieren un manejo local diferencial.

6. Conclusiones, recomendaciones y direcciones futuras

La placa esternal de la langosta espinosa *P. argus* varía de una manera dependiente del sexo y la geografía asociada al escenario oceanográfico. La variación morfométrica de la conformación de la placa esternal parece explicarse por plasticidad fenotípica a las condiciones ambientales variables debido a que se detectaron diferencias fenotípicas entre poblaciones genéticamente similares. El papel del ambiente en el fenotipo de la placa esternal quedó evidenciado por la superioridad de los valores de Q_{ST} con respecto a los de Φ_{ST} .

La principal recomendación de este trabajo es que además de requerirse un manejo regional de este recurso debido a su alta conectividad genética (varios países), se requiere un manejo especial en el ASASC dado que existen tres stocks fenotípicos que requieren un manejo local diferencial. Lo anterior brinda un soporte válido para la toma de decisiones en los planes de manejo y conservación de la langosta espinosa *P. argus* en el Área Marina Protegida Seaflower y Reserva de Biosfera Seaflower.

En las direcciones futuras sería conveniente explorar el papel de las variaciones fenotípicas de la placa esternal en la eficacia biológica de *P. argus*, con el fin de estimar su relevancia en la definición fenotípica de stocks y en el apoyo de las estrategias de manejo. Se recomienda además, profundizar en el estudio de variables ambientales más finas que permitan establecer su efecto sobre la variación fenotípica de las langostas espinosas; investigar las posibles causas del dimorfismo sexual en el tamaño y conformación de la placa esternal y evaluar el potencial de esta estructura para discriminar haplotipos con profundas diferencias evolutivas tales como la discriminación entre haplotipos brasileiros y caribeños de langosta espinosa (Sarver *et al.*, 1998; Tourinho *et al.*, 2012; Rangel, 2013) o entre los linajes mitocondriales 1 y 2 de *P. argus* descritos por Naro-Maciel *et al.*, (2011) y detectados en el ASPSC por Rangel (2013).

Bibliografía

- Abril-Howard, A., Bent-Hooker, H., & Llanos, C. 2011. Análisis temporal de la información recolectada en la campaña de monitoreo de arrecifes coralinos según la metodología CARICOMP desde 2001 hasta 2011. Informe Técnico Subdirección Gestión Ambiental – Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, San Andrés. 27 p.
- Abril-Howard, A., Bolaños-Cubillos, N., & Bent-Hooker, H. 2010. Expedición científica de recolección de datos biológicos a Serrana, Roncador y primera aproximación al conocimiento de las comunidades coralina e íctica de los complejos arrecifales de Serranilla, bajo Alicia y bajo Nuevo -Colombia, Reserva de Biosfera Seaflower, Caribe sur occidental. Informe Técnico Subdirección Gestión Ambiental – Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, San Andrés. 105 p.
- Abril-Howard, A., Orozco-Toro, C., Bolaños-Cubillos, N., & Bent-Hooker, H. 2012. Primera aproximación al conocimiento de las comunidades coralinas de los complejos arrecifales de Serranilla, Bajo Alicia y Bajo Nuevo, Colombia, sección norte de la Reserva de Biósfera Seaflower, Caribe Occidental. Revista Marinas y Costeras. Universidad Nacional de Costa Rica. 4: 51-65
- Acero, A.P. 1985. Zoogeographical implications of the distribution of selected families of Caribbean coral reef fishes. Pages 433-438 in: M. Harmelin Vivien and B. Salvat (eds.) Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress. Tahiti.
- Acosta A., Manrique, N., Varela, M. E., & Ruiz-García, M. 2007. Conectividad y evolución de poblaciones de *Palythoa caribaeorum* en el Caribe colombiano. 61-73. Informe del Estado de los Ambientes y Recursos Marinos y Costeros en Colombia. Serie de Publicaciones Periódicas No. 8. Santa Marta, 380 p.
- Acosta, A., & Butler, M. 1997. Role of mangrove habitat as a nursery for juvenile spiny lobster *Panulirus argus*, in Belize. Marine Freshwater Research, 48: 721–728.
- Aguzzi, J., Costa, C., Ketmaier, V., Angelini, C., Antonucci, F., Menesatti, P., & Company, J. 2013. Light-dependent genetic and phenotypic differences in the squat lobster *Munida tenuimana* (Crustacea: Decapoda) along deep continental margins. Progress in Oceanography, 118:199–209
- Ananthakrishnan, T.N., & Whitman, D. eds. 2005. Insect phenotypic plasticity: Diversity of responses. Science Publishers, Inc., India. 107-124 p.

- Andrade, C.A. 2001. Las corrientes superficiales en la cuenca de Colombia observadas con boyas de deriva. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 25(96):321- 335
- Andrade-Amaya, C.A. 2012. Oceanografía del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. 53-59 p en CORALINA-INVEMAR. 2012. Gómez-López, D. I., C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa y J. Garay-Tinoco (Eds). Atlas de la Reserva de Biosfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives De Andréis" - INVEMAR- y Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina -CORALINA-. Serie de Publicaciones Especiales de INVEMAR No. 28. Santa Marta, Colombia 180 p.
- Arango, L., Manrique, M.L., & Jaimes, J.C. 2001. Reclutamiento de juveniles de la langosta *Panulirus argus* con refugios artificiales en el Caribe colombiano. *Revista de Investigaciones Marinas*, 22: 221-228.
- Arce, A.M., & de León, M.E. 2001. Biology, report on the FAO/DANIDA/CFRAMP/WECAFC regional workshop on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). FAO Fisheries Report 619, 17-25.
- Arnqvist, G., & Mårtensson. 1998. Measurement error in geometric morphometric: empirical strategies to assess and reduce its impact on measure of shape. *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 44: 73-96.
- Bacardit, R. 1986. Larvas de Crustácea Decápoda del mar patagónico argentino, incluyendo el talud continental, adyacencias a la Tierra del Fuego e Islas Malvinas. Aspectos morfológicos, ecológicos y filogenéticos. Dissertation, Universidad de Buenos Aires. 297 p.
- Ballesteros, 2014. Análisis genético de la langosta espinosa *Panulirus argus* en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 62 p.
- Beachman, T.D. 1983. Variability in median size and age at sexual maturity of Atlantic cod, *Gadus morhua*, on the scotia shelf in the Norwest Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin US*, 81.
- Bermúdez-Tobón, A. 2005. Caracterización morfológica y molecular de las poblaciones de *Agononida longipes* y *Munida flinti* (Crustacea: Decapoda: Galatheididae) en el mar caribe colombiano. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 100 p.
- Bermúdez-Tobón, A. 2007. Populationsstruktur und genetische Isolierung der amerikanischen Springkrebs-Arten *Munida flinti*, *Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheididae). Fachbereich 08 Biologie, Chemie und Geowissenschaften. Universität Gießen, Gießen, 95 p.
- Berrigan, D., & Scheiner, S.M. 2004. Modeling the evolution of phenotypic plasticity in T.J. DeWitt, & S.M. Scheiner, eds. Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. Oxford, University, Press, New York. 82-97 p.

- Bertocchi, S., Brusconi, s., Gherardi, F., Bucciatti, A., & Scalici, M. 2008. Morphometrical characterization of the *Austropotamobius pallipes* species complex. *Journal of Natural History*, 42:31-32, 2063-2077
- Booke, H. E. 1981. The conundrum of the stock concept—are nature and nurture definable in fishery science? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1479-1480.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, New York. 436 p.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115-155.
- Brian, J.V., Fernandes, T., Ladle, R.J., & Todd, P.A., 2006. Patterns of morphological and genetic variability in UK populations of the shore crab, *Carcinus maenas* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 329: 47–54.
- Brown, J.S. 1990. Habitat selection as an evolutionary game. *Evolution*, 44: 732-746.
- Bruckner, A. 2012. Global Reef Expedition: San Andrés Archipelago, Colombia. Field Report. April 9-24, 2012. Khaled bin Sultan Living Oceans Foundation, Landover, EE.UU. 52 p
- Butler, M.J. & Hunt, J. H. 1997. Factors affecting the recruitment of juvenile Caribbean spiny lobsters dwelling in macroalgae. *Bulletin of Marine Science*, 61: 3–19.
- Cadrin, S. & Friedland, K.D. 2013. The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. *Fisheries Research*, 43: 129-139.
- Cadrin, S. 1995. Discrimination of American lobster (*Homarus americanus*) stocks off southern New England on the basis of secondary sex character allometry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 2712-2723
- Cadrin, S. 2005. Morphometric landmarks. In: Cadrin, S., Friedland, K., & Waldman, J. eds. *Stock identification methods*. Elsevier, Holland. 153-172 p.
- Caro-Riaño, H., Jaramillo, N., & Dujadin, J.P. 2009. Growth changes in *Rhodnius pallescens* under simulated domestic and sylvatic conditions. *Infection, Genetics And Evolution*, 9: 162-168.
- Castro, E. 2007. Landings Control: A potential strategy for the conservation of spiny lobster in the Archipelago of San Andres, Providencia and Santa Catalina, Colombia. *Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 16- 39
- Castro, E. 2008. Landings control: a potential strategy for the conservation of spiny lobster in the Archipelago of San Andrés, Providencia and Santa Catalina, Colombia. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. 60: 188-192.

- Castro, E., & Prada, M. 2007. Recomendaciones técnicas para el otorgamiento de cuotas globales de los recursos pesqueros en el Archipiélago de San Andrés, Providencia Y Santa Catalina, Reserva de Biosfera Seaflower. Reporte técnico. Secretaría de Agricultura y Pesca y CORALINA, 10 p.
- Chilton, C. 1909. Crustacea of the subantarctic islands of New Zealand. In: Chilton C (ed) The subantarctic islands of New Zealand. Philosophical Institute of Canterbury, New Zealand, 2: 612–613.
- Chiquillo, M. 2001. Aspectos bioecológicos de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Informe técnico. CORALINA. 30 p.
- Chiquillo, M. 2002. Descripción de la pesquería de langosta espinosa (*Panulirus argus*), en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. CORALINA, Isla de San Andrés. 26 p.
- CIOH. 1988. Estudio oceanográfico del área insular y oceánica del Caribe colombiano - Archipiélago de San Andrés y Providencia y cayos vecino. Boletín Científico CIOH, No. 9, ISSN 0120-0542, Cartagena de Indias, Colombia, pp. 3-73
- Claverie, T., & Smith, I. 2010. Allometry and sexual dimorphism in the chela shape in the squat lobster *Munida rugosa*. Aquatic Biology, 8: 179–187.
- Cobb, J. S., & Wang, D. 1985. Fisheries biology of lobsters and crayfishes. The Biology of Crustacea, 10: 167-247.
- Colin, P.L. 1978. New species from the Caribbean Sea. Proceeding of the Biological Society of Washington, 91(1): 191-196.
- Crawford, D.R., & De Smidt, W.J.J. 1922. The spiny lobster, *Panulirus argus*, of Southern Florida: its natural history y utilization. Bulletin of the Bureau of Fisheries, 38: 281-310.
- Cruz, R. 1999. Variabilidad del reclutamiento y pronóstico de la pesquería de langosta (*Panulirus argus*, Lastreille 1804) en cuba. Tesis Doctoral, Universidad de la Habana. 125 p.
- Cruz, R. 2002. Manual de métodos de muestreo para la evaluación de las poblaciones de langosta espinosa. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 399. Roma, FAO. 43 p.
- Cruz, R., Borda, C., Medina, J., Ayala A., & Buitrago D. 2007. Evaluación y ordenamiento del stock de langosta (*Panulirus argus*) en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Ministerio de Agricultura - Instituto de Desarrollo Rural e Instituto Colombiano de Desarrollo Rural. Bogotá, Colombia. 46 p.
- Dahlgren, C., Arboleda, E., Buch, K.L., Caldas, J.P., Posada, S., & Prada. M., 2003. Characterization of reef-fish diversity, community structure, distribution and abundance on three Southwestern Caribbean atolls: Quitasueño, Serrana, and Roncador Banks (Seaflower Biosphere Reserve), Archipelago of San Andrés and

- Old Providence, Colombia. Technical report. CORALINA & The Ocean Concervancy. 43 p.
- Daniels, S.R., Stewart, B.A. Ridgway, T.M., & Florence, W. 2001. Carapace dentition patterns morphometrics and allozyme differentiation amongst two toothed freshwater crab species (*Potamonautes warreni* and *P. unispinus*) (Decapoda: Brachyura: Potamonautidae) from river systems in South Africa. *Journal of Zoology, London*, 255: 389-404.
- Davis, G.E., & J.W. Dodrill. 1989. Recreational fishery and population dynamics of spiny lobsters, *Panulirus argus*, in Florida Bay, Everglades National Park, 1977-1980. *Bulletin of Marine Science*, 44: 78-88.
- De Jong, G. 1999. Unpredictable selection in a structured population leads to local genetic differentiation in evolved reaction norms. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 839-851.
- Debusse, V.J., Addison, J.T., & Reynodls, J.D. 2001. Morphometric variability in UK population of the European lobster. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 369-479.
- DeWitt, T.J., Sih, A., & Wilson, D.S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 13: 77-81.
- Diniz, F. M., Maclean, N., Ogawa, M., Cintra, I. H. a, & Bentzen, P. 2005. The hypervariable domain of the mitochondrial control region in Atlantic spiny lobsters and its potential as a marker for investigating phylogeographic structuring. *Marine biotechnology*. 7, 462-73.
- Dujardin, J.P. 2008. Morphometrics applied to medical entomology. *Infection, genetics and evolution*, 8: 875-890.
- Dujardin, J.P. 2013. Click package for Windows. Institut de Recherches pour le Développement (IRD. France). (Available in <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics>).
- Eggleston, D.B., Johnson, E.G., Kellison, G.T., & Nadeau, D.A. 2003. Intense removal and non-saturating functional responses by recreational divers on spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series*, 257: 197-207.
- FAO, 2001. Report on the FAO/DANIDA/CFRAMP/WECAFC Regional workshops on the assessment of the Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). FAO Fisheries Report No. 619. Belize City, Belize, 21 April-2 May 1997 y Mérida, Yucatán, México, 1-12 June 1998.
- FAO, 2007. Capacidad de pesca y manejo pesquero en América Latina y el Caribe. Instituto de cooperación, Servicios Estratégicos y Documentación (ICSIED) - Santiago, Chile. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italy, 423 p.

- Farmer, M.W., Ward, J.A., & Luckhurst B.E. 1989. Development of spiny lobster (*Panulirus argus*) phyllosoma larvae in the plankton near Bermuda. *Proceedings of Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 39: 289-301.
- Freitas, R. & Castro, M. 2005. Occurrence of *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae) in the northwest islands of the Cape Verde Archipelago (Central-East Atlantic). *Crustaceana*. 78 (10): 1191 – 1201.
- Froese, R., & Pauly, D. (eds). 1998. Fishbase 98: Concepts, design and data sources. ICLARM, Manila.
- Galindo-Pérez, L.A. 2009. Estudio morfométrico del dimorfismo sexual de las conchas de especies de gastrópodos marinos comunes (Mollusca: Gastropoda) en Venezuela. Tesis de Maestría. Universidad del Oriente. Núcleo de Sucre. Instituto Oceanográfico de Venezuela. 244 p.
- Gallo, J., Rojas, M., & Medina, J. 1997. Algunos aspectos de la dinámica poblacional de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el Departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. Instituto Nacional de Pesca -INPA, San Andrés, Colombia. 30 p.
- García-Rodríguez, F., Agüero, J. D. la C., Perez-Enriquez, R., & MacLeod, N. 2004. Morphometric analysis of population differentiation and sexual dimorphism in the blue spiny lobster *Panulirus inflatus* (Bouvier 1895) from NW Mexico. *Morphometrics*. Disponible en http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-08865-4_3.
- Garrod, J. D. & Horwood, J. W. 1984. Reproductive strategies and the response to exploitation. In G. W. Potts and R. J. Wootton (eds.), *Fish Reproduction*. Academic Press, New York, pp. 367-384.
- Gibson, G., & Dworkin, I. 2004. Uncovering cryptic genetic variation. *Nature Reviews. Genetics*, 5: 681-690.
- Gibson, G., & Hogness, D.S. 1996. Effect of polymorphism in the *Drosophila* regulatory gene *Ultrabithorax* on homeotic stability. *Science*, 271: 200-203.
- Gillespie, J.H., & Turelli, M. 1989. Genotype-environment interactions and the maintenance of polygenic variation. *Genetics*, 121: 129-138.
- Goldstein, J.S. 2004. Puerulus Identification Project (Project PIP): "Connecting the Dots" Throughout the Caribbean. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 57: 833 – 846.
- Gómez, G., Guzmán, R., & Barrios, A. 2007. Aspectos biométricos y dinámica reproductiva de la langosta espinosa, *Panulirus argus*, en áreas de pesca de la costa norte de la Península de Paria, estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 25(3): 6.
- Good, P. 2000. *Permutation Tests: A practical guide to re-sampling methods for testing hypotheses*. Springer, New York.

- Goodall, C.R. 1991. Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 53: 2.10
- Guardiola, O., Estrada, H., & Viña, J. 2009. Pesca de langosta espinosa con nasas tipo hondureña. Universidad Simon Bolívar, Barranquilla. 40 p.
- Guerao, G., & Abelló. P. 2011. Early juvenile development of mediterranean *Liocarcinus depurator* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Portunidae), *Journal of Natural History*, 45:35-36, 2171-2189.
- Guerao, G., Abelló. P., & Dos Santos A. 2006. Morphological variability of the megalopa of *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae) in Mediterranean and Atlantic populations. *Journal of Natural History*, 40(32–34): 1851–1866.
- Guill, J.M., Hood. C.S., & Heins, D.C. 2003. Body shape variation within and among three species of darters (Perciformes: Percidae). *Ecology of Freshwater Fish* 12:134-140.
- Haarr, M.L., & Rochette, R. 2012. The effect of geographic origin on interactions between adult invasive green crabs *Carcinus maenas* and juvenile American lobsters *Homarus americanus* in Atlantic Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 422-423: 88–100
- Harding, G., Kenchington, E., & Zheng, Z. 1993. Morphometrics of American lobster (*Homarus americanus*) larvae in relation to stock determinations in the Maritimes, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50:43-52.
- Harnoll, R.G. 1982. Growth. In Abele LB (ed) *The biology of Crustacea. Embriology, Morphology, and Genetics*, Vol 2, Academic Pres, New York.111-197 p.
- Hateley, J., & Sleeter, T. 1992. A biochemical genetic investigation of spiny lobster (*Panulirus argus*) stock replenishment in Bermuda. *Bulletin of Marine Science* 52: 993- 1006.
- Haye, P., Salinas, P. Acuña, E., & Poulinb, E. 2010. Heterochronic phenotypic plasticity with lack of genetic differentiation in the southeastern Pacific squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Evolution & Development*, 12:6, 628-634
- Herrnkind, W.F. 1980. Spiny lobsters, patterns of movement. In: Cobb JS, Phillips BF edits. *The biology and management of lobsters: Physiology and Behavior*. Academic Press. New York, 1: 349-407 p.
- Hiller, A., Kraus, H., Almon, M., & Werding, B. 2006. Species boundaries based on color pattern, morphology and molecules, and evolutionary interrelationships between this complex and other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 547-569.
- Hines, A.H., 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in Brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69: 309-320.

- Holthuis, L.B. 1991. FAO species catalogue. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fish Synopsis, 13: 133-139.
- Houlihan, C., & Wood, J. (Ed). 2003. Marine invertebrates of Bermuda, Caribbean spiny lobster (*Panulirus argus*). Disponible en <http://www.thecephalopodpage.org/MarineInvertebrateZoology/Panulirusargus.html>
- Idaszkin, Y., Márquez, F., & Nocera, A. 2013. Habitat-specific shape variation in the carapace of the crab *Cyrtograpsus angulatus*. Journal of Zoology. 117-126.
- Jirakanjanakit, N., Leemingsawat, S., Thongrungrat, S., Apiwathnasorn, C., Singhanityom, S. Bellec, C., & Dujardin, J.P. 2007. Influence of larval density or food variation on the geometry of the wing of *Aedes (Stegomyia) aegypti*. American Tropical Medicine and International Health, 12: 1354-1360.
- Jorgensen, T. 1990. Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morrhua* L.). International Council for the Exploration of the Sea Journal of Marine Science, 46: 235-248.
- Klingenberg, C. P., Barluenga, M. & Meyer, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. Evolution 56 (10): 1909-1920.
- Lande, R. 1992. Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. Evolution, 6: 381-389.
- Larrieviere, B. 2013. Análisis genético de la langosta espinosa *Panulirus argus* en las zonas sometidas a pesca artesanal del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 59 p.
- Lebour, M.V. 1928. The larval stages of the Plymouth Brachyura. Proceedings of The Zoological Society of London, 2: 473-560.
- Ledesma, F.M., Van der Molen, S., & Barón, P.J. 2010. Sex identification of *Carcinus maenas* by analysis of carapace geometrical morphometry. Journal of Sea Research, 63(3-4): 213-216.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Lewis, J.B. 1951. The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. Bulletin of Marine Science, 1: 89-103.
- Lezcano, A.H., González-José, R., Spivak, E.D., & Dellatorre, F.G. 2012. Geographic differences in the carapace shape of the crab *Cyrtograpsus affinis* (Decapoda: Varunidae) and its taxonomic implications. Scientia Marina, 76(2): 329-337.
- Lipcius, R.N., & Eggleston, D.B. 2000. Introduction: Ecology and fishery biology of spiny lobsters. In: Phillips BF, Kittaka J edits. Spiny Lobsters: Fisheries and Culture 2nd Ed. London, UK: Blackwell Scientific Publications. 1-41 p.

- Lipcius, R.N., & Cobb J.S. 1994. Introduction: Ecology and fishery biology of spiny lobsters. Spiny lobster management. In: B.F. Phillips, J.S. Cobb and J.K Kittaka, Eds. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1-30 p.
- Lipcius, R.N., & Herrnkind, W.F. 1982. Molt cycle alterations in behavior, feeding y diet rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. Marine Biology, 68: 241-252.
- Lonin, S.A., Hernández, J.L., Palacios, D.M. 2010. Atmospheric events disrupting coastal upwelling in the southern Caribbean. J. Geophys. Res. 2010; 115: 17p. doi:10.1029/2008JC005100.
- Longhurst, A. 1998. Cod: perhaps if we all stood back a bit?. Fisheries research, 38: 101-108.
- Lyons, W.G., Barber, D.G, Foster S.M., Kennedy Jr, F.S., & Milano, G.G. 1981. The spiny lobster, *Panulirus argus*, in the middle and upper Florida keys: Population structure, seasonal dynamics, and reproduction. Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory. St. Petersburg, FL. 35 p.
- Marchal, E. G., 1968. Sur la capture de long des côtes Africaines de deux spécimens de *Panulirus argus* (Latreille). Bulletin du Museum National d' Histoire Naturelle, Paris, 39: 1120-1122.
- Márquez, E. 2011. Plasticidad fenotípica de un genotipo silvestre y uno doméstico de *Rhodnius* (hemiptera: Reduviidae) en respuesta a la densidad poblacional y frecuencia de alimentación. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia. 135 p.
- Márquez, E., Landínez-García, R. Castro, E., Prada, M., Taylor, E., Bolaños, N., Abril-Howard, A., Rojas, A., & Correa-Daza, J.L. 2009. Análisis genético y morfometría geométrica de poblaciones de caracol pala *Strombus gigas* en los atolones de Serranilla, Bajo Alicia y Bajo Nuevo. Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 56 p.
- Márquez, E., Landínez-García, R.M., Ospina-Guerrero, S.P., Segura, J.A., Prada, M., Castro, E., Correa, J.L., & Borda, C. 2012. Genetic analysis of queen conch *Strombus gigas* from South West Caribbean. Proceedings of the 65th conference of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 114-121.
- Martinez, B. 2014. Conectividad mediante variabilidad fenotípica del cangrejo rey *Mithrax spinosissimus* (Lamarck) (Brachiura: Majoidea: Mithracidae), en el mar Caribe colombiano. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 76 p.
- Marx, J.M., and W.F. Herrnkind. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (south Florida): spiny lobster. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 82(11.61). 21 p.
- Matsuda H., Takenouchi T., & Goldstein J.S. 2006. The complete larval development of the pronghorn spiny lobster *Panulirus penicillatus* (Decapoda: Palinuridae) in culture. Journal of Crustacean Biology, 26: 579–600.

- McAdam, B. J., Grabowski, T. B., & Marteinsdóttir, G. 2012. Identification of stock components using morphological markers. *Journal of Fish Biology* 81: 1447–1462
- McAllister, M.K., Peterman, R.M., & Gillis, D.M. 1992. Statistical evaluation of a large scale fishing experiment designed to test for a genetic effect of size-selective fishing on British Columbia pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1294–1304.
- Medina, J., Rojas, M., & Gallo J. 1996. Evaluación de la captura y el esfuerzo de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el Departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Caribe colombiano. *Boletín Científico INPA*, 4: 107-123.
- Menzies, R.A., & Kerrigan, J.M. 1979. Implications of spiny lobster recruitment patterns of the Caribbean a biochemical genetic approach. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 31,164–178
- Molares, R., Vanegas, T., Bustamante, J., & Andrade, C.A., 2004. Aspectos oceanográficos de las aguas sobre la depresión Providencia en mayo de 2004. *Boletín Científico CIOH* (22):11-25.
- Moksnes, P.-O., Pihl, L. & Van Montfrans. J. 1998. Predation on postlarvae and juveniles of the shore crab *Carcinus maenas*: importance of shelter, size and cannibalism. *Marine Ecology Progress Series*, 166: 211-225.
- Montoya, F. 2014. Estudio genético mediante el uso de morfometría geométrica de poblaciones de caracol pala (*Strombus gigas*) en el Caribe colombiano. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 67 p.
- Morgan, M.J., & Colbourne, E.B. 1999. Variation in maturity-at-age and size in three populations of American plaice. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 673–688.
- Naro-Maciel, E., Reid B., Holmes, K.E., Brumbaugh, D.R., Martin, M., y DeSalle, R. 2011. Mitochondrial DNA sequence variation in spiny lobsters: population expansion, panmixia, and divergence. *Marine Biology*. 158, 2027–2041.
- Ogburn, M.B., Stuck, K.C., Heard, R.W., Wang, S.Y., & Forward, Jr. R.B. 2011. Seasonal variability in morphology of blue crab, *Callinectes sapidus*, megalopae and early juvenile stage crabs, and distinguishing characteristics among co-occurring Portunidae. *Journal of Crustacean Biology*, 31(1): 106–113.
- O'Reilly, K. M., & Horn, M.H. 2004. Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric analysis. *Journal of Fish Biology*, 64: 117-1135.
- Pérez-Barros, P., Calcagno, J.A., & Lovrich, G.A. 2011. Absence of a prezygotic behavioural barrier to gene flow between the two sympatric morphs of the squat lobster *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Decapoda: Anomura: Galatheididae). *Helgoland Marine Research*, 65(4): 513–523.

- Phillips, B.F., Cobb, J.S., & George, R.W. 1980. General Biology. In: The Biology and management of lobsters: Physiology and Behavior. 1: 16- 39.
- Prada, M., & Mitchell, A. 2011. Mapeo comunidades bénticas zona externa del AMP Seaflower, basado en imágenes Ikonos, Informe Técnico Subdirección Gestión Ambiental – Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, San Andrés. 28 p.
- Prada, M., Castro E., & Grandas Y. 2005. Is the industrial lobster fishery on the archipelago of San Andres, Providencia and Santa Catalina a resilient fishery?. Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 56: 593-609.
- Prada, M., Castro, E., Grandas, Y., & Connolly, E. 2006. Effects of divers fishing in the San Andres Archipelago: considerations towards fisheries management and conservation. Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 57: 905 – 916.
- Prada, M., Castro. E., Mitchell, A., & Bent, K. 2007. Exploring Relationships Between Abundance of Spiny Lobster and Environmental Variability in the San Andres Archipelago: Implications for Fisheries Management. Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute. 535-540 p.
- Prada, M., Castro. E., Pomare, C., Bent, K., & Pomare, M. 2009. Identifying spatial and temporal patterns of Lobster abundances in the San Andres Archipelago: an experience of co-managemen. Boletín Científico CIOH 27: 156-166.
- Rangel, J.D. 2013. Variación del ADN mitocondrial de la langosta espinosa *Panulirus argus* en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 64 p.
- Ratz, H.J., Stein, M. & Lloret, J. 1999. Variation in growth and recruitment of Atlantic cod (*Gadus morrhua*) off Greenland during the second half of the 20th century. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 25: 161–170.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution, 43: 223-225.
- Richardson, P.L. 2005. Caribbean currents and eddies as observed by surface drifters. Deep-Sea Research II. 2005: 429-463.
- Rodríguez, C. 2004. Divergencia morfológica de las especies demersales pargo ceibal (*Lutjanus analis*) y pargo rayado (*Lutjanus synagris*) (pisces, Lutjanidae) del área norte del Caribe colombiano. Facultad de ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá y Santa Marta. 115 p.
- Rohlf, F.J. 1990. Rotational fit (Procrustes) methods. Pp. 227-236 in Rohlf, adn F.L. Bookstein, eds. Proceedings of the michigan morphometrics workshop. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Mich.
- Rojas, M., Medina, J., & Gallo, J. 1997. Aspectos biológicos y reproductivos de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en el departamento Archipiélago de San

- Andrés, Providencia y Santa Catalina (Caribe Colombiano). Boletín Científico INPA, 5: 181-194 p.
- Rufino, M., Abelló, P., & Yule, A.B. 2004. Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans. Italian Journal of Zoology, 71(1): 79-83.
- Sánchez, J., & Lozano, H. 1985. Análisis de algunos parámetros biológicos y reproductivos de las especies de langosta *Panulirus argus* (Laterille, 1804) y *P. laevicauda* (L. 1817) con base en su pesca en el Archipiélago de San Andrés y Providencia. Tesis de pregrado Biología Marina. UJTL. 98 p.
- Sánchez, J.A., Pizarro, V., Acosta, A., Castillo, P., Herrón, P., Martínez, J.C., Montoya, P., & Orozco, C.A. 2005. Evaluating coral reef benthic communities in remote Caribbean atolls (Quitasueño, Serrana, And Roncador banks) to recommend marine-protected areas for the Seaflower Biosphere Reserve. Atoll Research Bulletin, No. 531. 66 p.
- Sato, T., & Suzuki, N. 2010. Female size as a determinant of larval size, weight, and survival period in the coconut crab, *Birgus latro*. Journal of Crustacean Biology, 30(4): 624-628.
- Saul, S. 2004. A review of the literature and life history study of the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*. Southeast Fisheries Science Center. Miami, FL 33149, USA. 13 p.
- Sarver, S., Silberman J., & Walsh P. 1998. Mitochondrial DNA sequence evidence supporting the recognition of two subspecies or species of the Florida spiny lobster *Panulirus argus*. Journal of Crustacean Biology. 18, 177-186.
- Sarver, S.K., Freshwater, D.W., & Walsh, P.J. 2000. The occurrence of the provisional Brazilian subspecies of spiny lobster (*Panulirus argus westonii*) in Florida waters. Fish Bulletin. 98, 870-873.
- Scheiner, S.M. 1998. The genetics of phenotypic plasticity. VII. Evolution in a spatially-structured environment. Journal of Evolutionary Biology, 11: 303-320.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 17: 667-693.
- Schlichting, C.D., & Levin, D.A. 1986. Phenotypic plasticity: An evolving plant character. Biological Journal of the Linnean Society, 29:37-47.
- Segura-Caro, J.A. 2010. Análisis genético de caracol pala *Strombus gigas* en el Caribe colombiano. Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 57 p.
- Sevilla, E.L. 1999. Aspectos sobre el conocimiento ecológico del estado puerulus de la langosta espinos *Panulirus argus* Latreille, 1804 (Crustracea, Decapoda, Palinuridae) en la isla de San Andrés, Caribe colombiano. Universidad del Valle. 75 p.

- Silberman, J.D., Sarver, S.K., & Walsh, P.J. 1994. Mitochondrial DNA variation and population structure in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology*, 120: 601–608.
- Silva, I.C., Alves, M.J., Paula, J., & Hawkins, S.J. 2010. Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. *Scientia Marina*, 74(3): 435–444.
- Sims, H.W., & Ingle, R.M. 1967. Caribbean recruitment of Florida's spiny lobster population. *Florida Academy of Sciences*, 29: 207–242.
- Sladek-Nowlis, J., Prada, M., Rojas, A., Wilson, H., & Bent, H. 2011. Estudio poblacional de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) y recomendaciones técnicas para fijar su cuota anual en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biósfera Seaflower, Colombia. Informe técnico CORALINA, Secretaría de Agricultura y Pesca del Departamento de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. 21 p.
- Sladek-Nowlis, J., Castro, E., Prada, M., Forbes, T., Bent, H., & Wilson, H. 2012. Estudio poblacional de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) y recomendaciones técnicas para fijar su cuota anual en el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Reserva de Biósfera Seaflower, Colombia. Informe técnico CORALINA, Secretaría de Agricultura y Pesca del Departamento de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. 25 p.
- Slice, D. 2007. Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36: 261–281.
- Souza, A.T., Ilarri, M.I., Campos, J., Marques, J.C., & Martins, I. 2011. Differences in the neighborhood: Structural variations in the carapace of shore crabs *Carcinus maenas* (Decapoda: Portunidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95(4): 424–430.
- Stearns, 1989, Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, Vol. 3, No. 3. pp. 259–268.
- Stergiou, K.I. 2002. Overfishing, tropicalization of fish stocks, uncertainty and ecosystem management: Resharpener Ockham's razor. *Fisheries Research*, 55: 1–9.
- Stillwell, R.C., Blanckenhorn, W.U., Teder, T., Davidowitz, G. & Fox, C.W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: From physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, 55: 227–245.
- Tavares, M. 2002. Lobster. In Carpenter, K.E. (ed.). *The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes, and chimaeras*. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5. Rome, FAO. 2002. 1–600 p.

- Tidu, C., Sardá, R., Pinna, M., Cannas, A., Meloni, M.F., Lecca, E., & Savarino, R. 2004. Morphometric relationships of the European spiny lobster *Palinurus elephas* from northwestern Sardinia. *Fisheries Research*, 69(3): 371-379
- Tourinho, J.L., Solé-cava, A.M, y Lazoski, C. 2012. Cryptic species within the commercially most important lobster in the tropical Atlantic, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology*. 159, 1897–1906.
- Trevisan, A., Zanetti Marochi, M., Costa, M., Santos, S., & Masunari, S. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*, 20(1): 75–86.
- Truelove, N., Box, S., Butler, M., Behringer, D., & Preziosi, R. 2013. Genetic connectivity of Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*, between advective and retentive oceanographic environments. *Proceedings of the 66th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 280 p.
- Tufto, J. 2000. The evolution of plasticity and non-spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues. *The American Naturalist*, 156: 121-130.
- Van Tienderen, P.H. 1991. Evolution of generalist and specialist in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, 45: 1317-1331.
- Via, S., & R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505-522.
- Waddington, C. H. 1957. *The strategy of the genes*. Macmillan. New York.
- Whitlock, M.C. 2008. Evolutionary inference from QST. *Molecular Ecology*, 17: 1885-1896.
- Wright, S. 1931. Statistical theory of evolution. *Journal of the American Statistical Association* 26, Suppl: 201-208.
- Zhao, J.Y., Qing, H., Zhao, J.C., Zhou, C., Zhang, G.W., Xiao, Y., & qing An, S. 2010. Phenotypic plasticity of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* in response to nitrogen addition and intraspecific competition. *Hydrobiologia*, 637(1), 143-155.
- Zelditch, M.,L. Donald, H. Swiderski, D. Sheets, & Fink, W.L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, Paris. 477 p.
- Zuanenburg, K.C.T. 2000. The effects of fishing on demersal fish communities of the Scotian shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 503– 509.